

SÉRIE A, n° 157

N° D'ORDRE :  
2437

# THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES  
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

CH. CHABROLIN

*Ingénieur Agronome*

*Professeur à l'Ecole Coloniale d'Agriculture*

*Détaché au Service Botanique et Agronomique  
de Tunisie*

---

27 JUIN 1935

**1<sup>re</sup> THÈSE** : Monographie d'une Santalacée : le *Thesium humile* ;

**2<sup>e</sup> THÈSE** : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ,

soutenues le      Juin 1935 devant la Commission d'examen :

MM. BLARINGHEM... . *Président* ;  
GUILLIERMOND } *Examineurs.*  
COMBES..... }

---

TUNIS

SOCIÉTÉ ANONYME DE L'IMPRIMERIE RAPIDE DE TUNIS

5, rue Saint-Charles, 5

1935



SÉRIE A, N° 157

N° D'ORDRE :

2437

# THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES  
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

CH. CHABROLIN

*Ingénieur Agronome*

*Professeur à l'Ecole Coloniale d'Agriculture*

*Détaché au Service Botanique et Agronomique  
de Tunisie*

27 JUIN 1935

1<sup>re</sup> THÈSE : Monographie d'une Santalacée : le *Thesium humile* ;

2<sup>e</sup> THÈSE : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ,

soutenues le      Juin 1935 devant la Commission d'examen :

MM. BLARINGHEM... . *Président ;*

GUILLIERMOND } *Examineurs.*  
COMBES,..... }

TUNIS

SOCIÉTÉ ANONYME DE L'IMPRIMERIE RAPIDE DE TUNIS

5, rue Saint-Charles, 5

1935

# FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire..... M. MOLLIARD.  
Doyen ..... C. MAURAIN, Professeur, Physique du Globe.

|                             |   |                  |                 |           |
|-----------------------------|---|------------------|-----------------|-----------|
| Professeurs honoraires..... | { | H. LE CHATELIER. | LÉON BRILLOUIN. | AUGER.    |
|                             |   | H. LEBESGUE.     | GOURSAT.        | BLAISE.   |
|                             |   | A. FERNBACH.     | WALLERANT.      | DANGEARD. |
|                             |   | A. LEDUC.        | GUILLET.        | JANET.    |
|                             |   | Emile PICARD.    | PÉCHARD.        | LESPIEAU. |
|                             |   | Rémy PERRIER.    | FREUNDLER.      | MARCHIS.  |
|                             |   |                  |                 | MOUTON.   |

## PROFESSEURS

|                    |   |                                                       |                                 |   |                                                   |
|--------------------|---|-------------------------------------------------------|---------------------------------|---|---------------------------------------------------|
| G. BERTRAND.....   | T | Chimie biologique.                                    | A. DEBIERNE.....                | T | Radioactivité.                                    |
| M. CAULLERY.....   | T | Zoologie (Evolution des êtres organisés).             | A. DUFOUR.....                  | T | Physique (P.C.B.).                                |
| G. URBAIN.....     | T | Chimie générale.                                      | L. DUNOYER.....                 |   | Optique appliquée.                                |
| Emile BOREL.....   | T | Calcul des probabilités et Physique mathématique.     | A. GUILLIERMOND....             | T | Botanique (P.C.B.).                               |
| Jean PERRIN.....   | T | Chimie physique.                                      | M. JAVILLIER.....               |   | Chimie biologique.                                |
| H. ABRAHAM.....    | T | Physique.                                             | L. JOLEAUD.....                 |   | Paléontologie.                                    |
| E. CARTAN.....     | T | Géométrie supérieure.                                 | ROBERT-LÉVY.....                |   | Zoologie.                                         |
| M. MOLLIARD.....   | T | Physiologie végétale.                                 | E. PICARD.....                  |   | Zoologie (Evolution des êtres organisés).         |
| L. LAPICQUE.....   | T | Physiologie générale.                                 | Henri VILLAT.....               | T | Mécanique des fluides et applications.            |
| E. VESSIOT.....    | T | Mécanique analytique et Mécanique céleste.            | Ch. JACOB.....                  | T | Géologie.                                         |
| A. COTTON.....     | T | Recherches physiques.                                 | P. PASCAL.....                  | T | Chimie minérale.                                  |
| J. DRACH.....      | T | Analyse supérieure et Algèbre supérieure.             | M. FRÉCHET.....                 | T | Calcul des Probabilités et Physique mathématique. |
| Charles FABRY..... | T | Enseignement de Physique.                             | E. ESCLANGON.....               | T | Astronomie.                                       |
| Charles PÉREZ..... | T | Zoologie.                                             | M <sup>me</sup> RAMART-LUCAS... | T | Chimie organique.                                 |
| Léon BERTRAND..... | T | Géologie structurale et géologie appliquée.           | H. BÉCHIN.....                  | T | Mécanique physique et expérimentale.              |
| P. PORTIER.....    | T | Physiologie comparée.                                 | FOCH.....                       |   | Mécanique expérimentale des fluides.              |
| E. RABAUD.....     | T | Biologie expérimentale.                               | PAUTHENIER.....                 |   | Physique (P.C.B.).                                |
| M. GUICHARD.....   |   | Chimie minérale.                                      | De BROGLIE.....                 | T | Théories physiques.                               |
| Paul MONTEL.....   | T | Théorie des fonctions et Théorie des transformations. | CHRETIEN.....                   |   | Optique appliquée.                                |
| P. WINTREBERT..... | T | Anatomie et histologie comparées.                     | P. JOB.....                     |   | Chimie générale.                                  |
| L. BLARINGHEM..... | T | Botanique.                                            | LABROUSTE.....                  |   | Physique du Globe.                                |
| O. DUBOSQ.....     | T | Biologie maritime.                                    | PRENANT.....                    |   | Zoologie.                                         |
| G. JULIA.....      | T | Application de l'analyse à la Géométrie.              | VILLEY.....                     |   | Mécanique physique et expérimentale.              |
| G. MAUGHIN.....    | T | Minéralogie.                                          | BOHN.....                       |   | Zoologie (P.C.B.).                                |
| A. MICHEL-LÉVY.... |   | Pétrographie.                                         | COMBES.....                     |   | Botanique.                                        |
| H. BÉNARD.....     | T | Mécanique expérimentale des fluides.                  | GARNIER.....                    |   | Calcul différentiel.                              |
| A. DENJOY.....     | T | Calcul différentiel et calcul intégral.               | PERÈS.....                      |   | Mécanique des fluides.                            |
| L. LUTAUD.....     | T | Géographie physique et géologie dynamique.            | HACKSPILL.....                  |   | Chimie (P.C.B.).                                  |
| Eugène BLOCH.....  | T | Physique théorique et physique céleste.               | LAUGIER.....                    |   | Physiologie générale.                             |
| G. BRUHAT.....     |   | Physique.                                             | TOUSSAINT.....                  |   | Technique aéronautique.                           |
| E. DARMOIS.....    |   | Physique.                                             | M. CURIE.....                   |   | Physique (P.C.B.).                                |
|                    |   |                                                       | G. RIBAUD.....                  | T | Hautes températures.                              |
|                    |   |                                                       | CHAZY.....                      | T | Mécanique rationnelle.                            |
|                    |   |                                                       | GAULT.....                      |   | Chimie (P.C.B.).                                  |
|                    |   |                                                       | CROZE.....                      |   | Physique.                                         |
|                    |   |                                                       | DUPONT.....                     | T | Théories chimiques.                               |
|                    |   |                                                       | LANQUINE.....                   |   | Géologie.                                         |
|                    |   |                                                       | VALNOIR.....                    |   | Mathématiques.                                    |

Secrétaire ..... A. PACAUD.  
Secrétaire honoraire ..... D. TOMBECK.



MONOGRAPHIE D'UNE SANTALAGÈSE :

LE TROISIÈME HOMME

*A ma Femme*

CH. CHABROLIN

Édition de la Bibliothèque de la Ville de Paris  
Département de la Seine, Bibliothèque de la Ville de Paris  
et de la Bibliothèque de la Ville de Paris



MONOGRAPHIE D'UNE SANTALACÉE :  
**LE *THESIMUM HUMILE***

PAR

CH. CHABROLIN

*Professeur à l'Ecole Coloniale d'Agriculture  
Détaché au Service Botanique et Agronomique  
de Tunisie*



Digitized by the Internet Archive  
in 2026

# MONOGRAPHIE D'UNE SANTALACÉE : LE *THESIIUM HUMILE*

par

CH. CHABROLIN,

*professeur à l'Ecole Coloniale d'Agriculture,  
détaché au Service Botanique et Agronomique de Tunisie*

## SOMMAIRE

|                                                                | Pages |
|----------------------------------------------------------------|-------|
| SYSTÉMATIQUE .....                                             | 6     |
| MORPHOLOGIE ET ANATOMIE.....                                   | 7     |
| La Tige .....                                                  | 7     |
| La Feuille .....                                               | 8     |
| La Fleur .....                                                 | 10    |
| Le Fruit .....                                                 | 13    |
| <i>Formation</i> .....                                         | 13    |
| <i>Constitution</i> .....                                      | 14    |
| Le Système racinaire.....                                      | 16    |
| <i>Racine</i> .....                                            | 16    |
| <i>Suçoirs</i> .....                                           | 17    |
| BIOLOGIE .....                                                 | 21    |
| Germination des graines.....                                   | 21    |
| <i>Stérilisation des graines</i> .....                         | 21    |
| Moyens physiques .....                                         | 22    |
| Agents chimiques .....                                         | 22    |
| <i>Non germination des graines à sclérenchyme intact</i> ..... | 23    |
| <i>Perméabilité des téguments</i> .....                        | 25    |
| <i>Rôle du sclérenchyme</i> .....                              | 28    |
| Attaque mécanique .....                                        | 28    |
| Attaque chimique .....                                         | 31    |
| Attaque biologique .....                                       | 33    |
| <i>Micro-organismes des téguments</i> .....                    | 34    |
| <i>Influence de l'état septique ou aseptique initial</i> ..... | 36    |
| <i>Action de champignons in vitro</i> .....                    | 43    |

|                                                       | Pages |
|-------------------------------------------------------|-------|
| Sclérenchyme et eau.....                              | 50    |
| Graines à enveloppes résistantes.....                 | 58    |
| <i>Vie latente des graines</i> .....                  | 61    |
| Inhibition primaire .....                             | 61    |
| Durée de conservation.....                            | 62    |
| Inhibition secondaire .....                           | 63    |
| <i>Influences diverses</i> .....                      | 69    |
| Lumière .....                                         | 69    |
| Température .....                                     | 72    |
| Profondeur d'enfouissement .....                      | 74    |
| <b>Evolution</b> .....                                | 75    |
| <b>Plantes-hôtes</b> .....                            | 77    |
| <b>Relations entre le parasite et l'hôte</b> .....    | 80    |
| <i>Formation des suçoirs</i> .....                    | 80    |
| <i>Rôle des suçoirs</i> .....                         | 83    |
| Eau .....                                             | 83    |
| Aliments minéraux .....                               | 84    |
| Aliments organiques .....                             | 85    |
| <i>Conséquences du parasitisme pour l'hôte</i> .....  | 89    |
| <b>Relations entre le parasite et le milieu</b> ..... | 90    |
| <b>Maladies</b> .....                                 | 93    |
| <b>Importance agricole</b> .....                      | 94    |
| <b>Procédés de lutte</b> .....                        | 96    |
| <i>Terres indemnes</i> .....                          | 96    |
| <i>Terres infestées</i> .....                         | 98    |
| Amélioration du sol.....                              | 99    |
| Assolement .....                                      | 100   |
| Désherbants sélectifs .....                           | 101   |
| Considérations économiques .....                      | 103   |
| <b>RÉSUMÉ</b> .....                                   | 104   |
| <b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....                            | 111   |
| <b>EXPLICATION DES PLANCHES</b> .....                 | 121   |

---

# MONOGRAPHIE D'UNE SANTALACÉE : LE *THESIUM HUMILE*

---

## INTRODUCTION

MITTEN (100) <sup>(1)</sup>, en 1847, signala le premier qu'une plante verte, le *Thesium linophyllum* (ou une espèce voisine selon LIGNIER, 95), possédait sur ses racines des suçoirs qui lui permettaient de vivre en parasite des plantes voisines. Cette découverte du parasitisme d'un représentant du genre *Thesium* a servi de point de départ à toute une série de recherches consacrées aux plantes qui vivent à la façon du *Thesium linophyllum* et constituent avec lui un groupe biologique bien défini, celui des *hémiparasites radicales*. L'existence de ce groupe était totalement ignorée avant la publication de la note de MITTEN. Dans son traité de Physiologie végétale, DE CANDOLLE, en 1832, ne distingue en effet que trois groupes de Phanérogames parasites : les parasites caulicoles (Cuscutées), les parasites radicales (Orobanches) et les parasites chlorophylliens représentés alors par la seule famille des Loranthacées (Gui). Aujourd'hui, ce dernier groupe doit être subdivisé, en tenant compte de la terminologie de DE CANDOLLE, en hémiparasites caulicoles (Gui) et en hémiparasites radicales (Mélampyres, *Thesium*).

La difficulté ou l'impossibilité de cultiver certaines espèces de plantes vertes avait depuis longtemps intrigué les botanistes. La découverte de MITTEN leur apportait une explication dont ils s'empressèrent de vérifier l'exactitude. Aussi, la même année, DECAISNE (40) signala le parasitisme de nombreuses Rhinanthacées dont certaines causent des dégâts dans les cultures de céréales et dans les prairies. En même temps, KUNZE (89) montra la présence de suçoirs sur les racines de nombreuses Santalacées et sur celles d'une Rhinanthacée, le *Striga coccinea*, parasite dangereux du Maïs. HENSLOW (64) et WATTS (142) apportèrent leur contribution à cet ensemble de données, si bien qu'en moins de deux ans, et malgré quelques notes contradictoires (84), ce groupe des hémiparasites radicales fut bien caractérisé par des données d'ordre anatomique, biologique et agricole.

---

(1) Les chiffres en caractères gras renvoient à la Bibliographie.

Il renferme des plantes bien différentes les unes des autres au point de vue systématique, mais presque toutes groupées dans deux familles seulement, celle des Rhinanthacées et celle des Santalacées. La biologie de ces hémiparasites est aujourd'hui connue dans ses grandes lignes. Sous une apparente diversité, elle témoigne en fait d'une profonde et réelle unité. Aussi, l'étude du *Thesium humile* n'apporte qu'une contribution de détail à la connaissance d'un groupe dont le premier représentant a été justement une espèce du genre *Thesium*.

## SYSTÉMATIQUE

Les Santalacées, dont fait partie le genre *Thesium*, forment une famille de Dicotylédones Monochlamydées dont tous les représentants sont vraisemblablement des parasites. Quelques-uns vivent sur des branches d'arbres, à la façon du Gui. La presque totalité appartient au groupe des hémiparasites radicicoles.

Les Santalacées se classent à côté d'autres familles de Phanérogames parasites telles que les Loranthacées et les Balanophorées. Leur parenté ressort surtout de l'examen de leur gynécée. Mais il y a aussi, entre Santalacées et Loranthacées, des affinités d'ordre biologique. Si la première de ces familles renferme surtout des hémiparasites radicicoles et la deuxième avant tout des hémiparasites caulicoles, on connaît aussi quelques Santalacées épiphytes (*Henslowia*, *Myzodendron*, *Phacellaria*) et quelques Loranthacées terrestres, sans doute parasites (*Nuytsia*, *Gaïadendron*), qui servent de trait d'union entre les deux familles.

La famille des Santalacées renferme 28 genres (42), dont les représentants sont répartis dans les zones tempérées et tropicales des deux hémisphères. Le genre *Thesium* est de beaucoup le plus important, puisqu'il renferme environ 250 espèces qui croissent dans les régions tempérées et dans les montagnes de la région tropicale de l'Ancien Monde (67). C'est un genre africain par excellence : 70 espèces seulement se rencontrent hors de l'Afrique. La flore française n'en compte que 7 (119) et les botanistes américains n'en ont encore recensé que 2 (67). La moitié des espèces, par contre, font partie de la flore du Sud de l'Afrique, où le genre *Thesium* se trouve plus largement représenté que partout ailleurs (67, 68, 134).

Le genre *Thesium* est suffisamment vaste pour grouper des espèces à caractères végétatifs très variés. Ce sont des plantes herbacées ou ligneuses, annuelles ou vivaces. Certaines, comme celle qui est étudiée ici, sont des plantes herbacées de faible développement, d'autres forment de véritables buissons. Mais, bien que toutes n'aient pas

encore été l'objet d'observations biologiques, on a de bonnes raisons de supposer que la plupart, sinon la totalité, sont des hémiparasites radicicoles.

Si l'on adopte le système de classification proposé par HILL (67), qui modifie et complète celui de DE CANDOLLE (15), le *Thesium humile* Vahl se classerait dans la section *Imberbia*, à cause de ses sépales glabres, pourvus seulement chacun d'un pinceau de longs poils dont les extrémités sont appliquées sur le sommet de l'anthère correspondante. Mais, en fait, l'espèce n'est pas comprise dans la classification de HILL, puisqu'elle ne fait pas partie de la flore du Sud de l'Afrique. Le *Thesium humile* est en effet une espèce essentiellement méditerranéenne, que l'on retrouve dans toutes les régions du pourtour de la Méditerranée, exception faite pourtant de ses rives les plus septentrionales (Provence et Languedoc français, par ex.). D'une façon plus détaillée, l'espèce fait partie de la flore de l'Espagne, des Iles Baléares, de la Corse, de la Sardaigne, de la Sicile, du Sud de l'Italie, de la Péninsule des Balkans, de l'Asie Mineure, du Liban, de la Palestine, de l'Egypte, de la Tripolitaine, de l'Ile de Malte, de la Tunisie, de l'Algérie, du Maroc et des Iles Canaries.

## MORPHOLOGIE ET ANATOMIE

Le *Thesium humile* est une plante herbacée, annuelle, qui, comme son nom spécifique l'indique, ne prend jamais un grand développement (Pl. III, fig. 1; Pl. IV, fig. 1 et 4). Ses feuilles linéaires et un peu charnues sont de couleur bien verte. Aussi rien, dans son aspect, n'en trahit le parasitisme que révèlent seulement les suçoirs des racines, dont CHATIN (28) a le premier signalé la présence sur cette espèce.

### LA TIGE

Un pied de *Thesium humile* vigoureux est formé d'un certain nombre de tiges principales à peu près également développées. L'une de ces tiges dérive du bourgeon terminal placé entre les deux feuilles cotylédonaire. Deux autres tiges, opposées l'une à l'autre, naissent des bourgeons axillaires de ces feuilles cotylédonaire. En outre, d'autres ramifications prennent naissance à l'aisselle des premières feuilles de la plantule, très près les unes des autres. Elles sont en général un peu moins fortes que les trois précédentes. Toutes ces ramifications, simples d'abord, donnent à leur partie supérieure de nombreux rameaux courts qui portent les fleurs (Pl. III, fig. 1; Pl. IV, fig. 1 et 2); elles sont le plus souvent érigées, comme dans les échantillons figurés ici, qui donnent l'aspect habituel de ce parasite. Mais

dans les endroits bien ensoleillés, ces tiges sont quelquefois couchées en cercle sur le sol et la plante prend alors, dans son ensemble, un plus grand développement.

La tige très jeune a la structure anatomique habituelle des tiges de Dicotylédones. Elle est formée d'un certain nombre de faisceaux libéro-ligneux distincts, avec, à l'extérieur de chacun d'eux, un paquet de fibres péricycliques. L'endoderme ne se distingue pas des autres cellules de l'écorce qui constituent un parenchyme chlorophyllien dépourvu de collenchyme. L'épiderme présente de nombreux stomates, répartis en files longitudinales comme dans l'épiderme des feuilles, le grand axe de leur ostiole étant perpendiculaire à l'axe de la tige.

Les tiges plus âgées, qui portent des fleurs ou de jeunes fruits, possèdent des formations secondaires libéro-ligneuses (Pl. VII, fig. 1; Pl. XV, fig. 1). Leur centre est occupé par du parenchyme médullaire. Autour de cette moelle, le bois forme un anneau complet séparé du libar par une couche de cambium. L'emplacement des faisceaux libéro-ligneux primaires est indiqué par une plus grande épaisseur des tissus vasculaires et par la présence des paquets de fibres péricycliques. L'écorce n'a subi aucune modification et il n'y a pas de formations secondaires subéro-phellodermiques.

#### LA FEUILLE

Les feuilles sont alternes, linéaires, un peu charnues et légèrement creusées en gouttière (Pl. IV, fig. 2; Pl. VIII, fig. 2). Elles sont dépourvues de stipules. Leurs nervures ne sont pas apparentes. Leurs bords sont hérissés de très fines denticulations formées de cellules épidermiques saillantes à membrane indurée.

La parenchyme chlorophyllien des feuilles ne comporte que du tissu lacuneux à grandes cellules isodiamétriques laissant entre elles des méats à sections triangulaires (Pl. VIII, fig. 1). Dans ce parenchyme épais sont noyées les nervures, représentées par des éléments vasculaires dépourvus de tissu de soutien. Chaque feuille possède trois nervures principales parallèles (Pl. VIII, fig. 2 et Pl. IX, fig. 9), reliées les unes aux autres par un réseau de petites nervures secondaires dont les ramifications se terminent dans le parenchyme.

L'épiderme est formé de cellules à contour général rectangulaire (Pl. VIII, fig. 5). Il est dépourvu de poils. Mais, sur les bords des feuilles, quelques cellules hypertrophiées forment des dents coniques saillantes (Pl. X, fig. 1). Les stomates sont également nombreux sur les deux faces de la feuille. Ils sont disposés en files longitudinales régulières, le grand axe de leur ostiole étant perpendiculaire à l'axe

de la feuille. Ces stomates (Pl. VIII, fig. 1, 3, 4, 5) ont des parois très irrégulièrement épaissies, qui limitent une cavité cellulaire formée de deux parties latérales bien développées réunies par une zone moyenne très réduite. C'est dans les régions latérales seulement que se localisent les grains d'amidon (Pl. VIII, fig. 3).

Lorsque le *Thesium humile* vit en parasite du Blé tendre (*Triticum vulgare*), ses feuilles sont excessivement riches en silice (Pl. IX, fig. 9). Cette silice forme des concrétions intercellulaires mamelonnées ou hérissées de crêtes (Pl. IX, fig. 1 à 6). Ce dépôt commence dans les méats triangulaires du parenchyme chlorophyllien. En grossissant, il écarte peu à peu les cellules, sur la surface externe desquelles il se moule. A ce moment, sa surface est hérissée de crêtes qui pénètrent à la façon d'un coin entre deux cellules contiguës (Pl. IX, fig. 4, 5 et 6). Il arrive aussi fréquemment que les crêtes disparaissent. La surface de ces concrétions siliceuses devient alors très irrégulièrement mamelonnée (Pl. IX, fig. 1, 2 et 3). On peut supposer que ce changement de forme est lié à une diminution de la turgescence des cellules du parenchyme chlorophyllien qui, dans les feuilles âgées, se laisseraient plus facilement comprimer par le dépôt de silice dont le volume s'accroît.

Ces concrétions, solubles dans l'acide fluorhydrique, sont insolubles dans l'acide sulfurique ou l'acide nitrique. Leur forme n'est pas modifiée dans des tissus traités par le réactif de SCHULZE. On les retrouve encore intactes dans les cendres des feuilles calcinées. Elles sont donc formées de silice anhydre ( $\text{SiO}_2$ ). Ce sont de véritables grains de sable siliceux.

Elles n'ont été étudiées que sur des feuilles de *Thesium humile* cultivé en pot en présence de Blé tendre. Mais on les observe régulièrement dans les feuilles de plantes récoltées dans des cultures de céréales diverses et on peut supposer que ces dépôts siliceux se forment chaque fois que le *Thesium humile* vit sur des Graminées.

Quand l'hôte est une Légumineuse (*Medicago ciliaris* dans des cultures en pot, *Vicia Faba* dans des cultures en pleins champs), les feuilles de *Thesium* n'en renferment par contre aucune trace. L'analyse chimique confirme entièrement les données de l'examen microscopique (voir p. 84).

Le dépôt de silice dans les espaces intercellulaires n'est pas un phénomène très commun. Il a été observé pour la première fois en 1857 par CRÜGER (23) dans l'écorce d'une Chrysobalanée de l'Inde du genre *Moquilea*. On connaît des dépôts identiques chez la Canne à sucre (WIELER, 143; NETOLITZKY, 108), chez les *Saginella* (GIBSON, 48) et chez les Cypéracées. Leur présence chez les Santalacées n'était jusqu'ici

pas signalée (CHATIN, 28; MOLLISCH, 133; NETOITZKY, 108; KLEIN, 82). L'influence de la nature de la plante nourricière sur la formation de ces dépôts de silice mérite tout particulièrement d'être retenue. Il est en effet possible d'en tirer des conclusions importantes d'ordre biologique que nous nous réservons d'examiner dans un chapitre ultérieur (voir p. 84).

#### LA FLEUR

Les fleurs naissent isolément à l'aisselle des feuilles. Sessiles ou portées par un très court pédoncule, elles sont précédées de deux bractées opposées, semblables aux feuilles, mais plus petites (Pl. IV, fig. 2, et Pl. X, fig. 1).

Dans le bouton floral, l'ovaire infère est surmonté des cinq sépales qui, appliqués les uns contre les autres bord à bord, recouvrent les étamines (Pl. X, fig. 1). A la floraison (Pl. X, fig. 3), les sépales s'étaient. Ils sont petits, d'un blanc verdâtre. Les étamines leur sont opposées. Le filet des étamines est inséré à la base des sépales, sur leur nervure médiane. Aminci vers le haut, il est fixé sur le dos d'une anthère de constitution normale (Pl. X, fig. 5). La déhiscence se produit dès l'épanouissement de la fleur et elle n'est accompagnée d'aucun mouvement du filet ou du style. Les grains de pollen, de forme tétraédrique, sont mis en liberté du côté du stigmate (déhiscence introrse). La fécondation est indifféremment directe ou croisée.

Le filet des étamines est doublé, en arrière, d'une touffe de longs poils. Ce sont des poils unicellulaires qui dérivent de grandes cellules épidermiques situées sur la nervure médiane des sépales, juste au-dessus du filet des étamines (Pl. X, fig. 6). L'extrémité de ces poils présente deux ou trois étranglements moniliformes. Elle est étroitement appliquée sur le sommet de l'anthère correspondante auquel elle adhère bien. On ne peut l'en détacher qu'en s'aidant d'une pince et d'une aiguille.

Ce pinceau de poils soudés à l'anthère, auquel EWART (43) a consacré une étude spéciale, se retrouve chez de nombreuses espèces du genre *Thesium*. Aussi, HILL (67) en a tiré un parti important dans l'étude systématique du genre. Il caractérise les espèces de deux sections très importantes, les sections *Imberbia* et *Barbata*. C'est dans la première de ces sections qu'il faut ranger le *Thesium humile*, dont les sépales sont, par ailleurs, entièrement glabres.

Les parois de l'ovaire de la fleur épanouie sont formées, à l'extérieur, d'un parenchyme de petites cellules pourvues de chlorophylle. C'est dans ce parenchyme chlorophyllien que se trouvent les faisceaux vasculaires. Il y a dix faisceaux libéro-ligneux principaux : cinq correspondent à la nervure médiane et cinq aux points de jonc-

tion des sépales. Chacun d'eux donne en outre quelques ramifications secondaires (Pl. XII, fig. 3 et 4). Ce sont ces faisceaux vasculaires qui font saillie dans le fruit mûr (Pl. XII, fig. 4) et en forment les nervures.

La région moyenne des parois de l'ovaire est constituée par un parenchyme de petites cellules sans chlorophylle serrées les unes contre les autres. Les cellules de la région interne par contre sont plus grandes, plus lâchement unies et forment même, autour des ovules, comme des poils pluricellulaires.

La loge unique de l'ovaire est occupée par une colonne placentaire qui se détache de sa base (Pl. X, fig. 3 et 6). Rectiligne dans sa partie inférieure, cette colonne forme un tour de spire à son sommet, où sont fixés trois ovules pendants, disposés symétriquement par rapport à l'axe de la fleur. Elle est parcourue par un ou deux vaisseaux du bois qui dérivent des faisceaux vasculaires des parois de l'ovaire. Ces vaisseaux atteignent le sommet de la colonne placentaire, mais non les ovules. La constitution générale de la fleur du *Thesium humile* est donc conforme à la description minutieuse qu'a donnée VAN TIEGHEM (137) de la fleur des Santalacées.

L'ovule des Santalacées a été étudié tout particulièrement par GUIGNARD (52) et, récemment, celui du *Thesium intermedium*, par MODILEWSKI (101). Comme chez les autres espèces de *Thesium* étudiées par ces deux auteurs, un seul des trois ovules du *T. humile* renferme un sac embryonnaire complètement développé. Les deux autres, identiques au premier par leur aspect extérieur, ne sont pas susceptibles d'être fécondés : l'avortement de deux ovules sur trois est antérieur à la fécondation.

Chaque ovaire de *Thesium* ne renferme donc qu'un seul ovule bien constitué. Celui-ci, dans le *T. humile* comme dans les autres espèces du genre, est dépourvu de téguments. Il est par conséquent réduit à son nucelle et ne possède pas de micropyle. Lorsque la fleur est épanouie, le sac embryonnaire est représenté par une très longue cellule (Pl. XI, fig. 1 et 4) dont l'extrémité postérieure pénètre déjà profondément dans la colonne placentaire, puisqu'elle atteint ou dépasse la partie contournée en spirale. Chez la *T. humile*, l'allongement du sac embryonnaire est donc plus rapide que chez le *T. divaricatum* et le *T. intermedium* (52, 101) et il est terminé, ou presque, au moment de la fécondation.

La partie antérieure du sac embryonnaire du *T. humile* n'est jamais à nu comme celle du *T. divaricatum* étudié par GUIGNARD (52). Elle est même plus profondément enfoncée dans le nucelle que celle du *T. alpinum*, du *T. montanum* (70) et du *T. intermedium* (70, 101),

puisqu'elle est recouverte par deux à quatre assises de cellules au lieu d'une seule (Pl. XI, fig. 1). Ces cellules du nucelle sont de petites cellules de parenchyme gorgées d'amidon. L'amidon est abondant aussi dans les cellules externes de la colonne placentaire. Tout autour du sac embryonnaire, dans le nucelle, l'hématoxyline colore en noir des débris cellulaires que l'on retrouve, identiques, dans l'axe des deux ovules avortés. MODILEWSKI (101) a montré que, chez le *T. intermedium*, plusieurs cellules-mères de sac embryonnaire prennent naissance dans chacun des ovules, mais une seule dans l'un des trois ovules de chaque ovaire poursuit son développement pendant que les autres dégèrent. Les débris cellulaires que l'on retrouve dans les ovules du *T. humile* permettent de supposer une évolution similaire.

La partie du sac embryonnaire située dans le nucelle renferme en son centre un gros noyau secondaire. Au-dessous, plus petite, est l'oosphère, flanquée de ses deux synergides encore plus réduites (Pl. XI, fig. 1). A ce moment, on ne trouve plus trace d'antipodes. Assurément, comme dans les autres espèces du genre dont l'embryologie est connue, et comme dans beaucoup de plantes parasites (BERNARD, 9), elles ont disparu de bonne heure sans laisser de traces.

La constitution du gynécée des Santalacées est assez variable, mais forme pourtant un ensemble homogène par enchaînement. De prime abord, l'ovule de l'*Osyris alba* (Pl. XI, fig. 8, d'après GUIGNARD, 52), que l'on peut considérer comme campylotrope, est bien différent de l'ovule en apparence orthotrope du *Thesium humile*. Mais le *Santalum album* relie ces deux extrêmes (Pl. XI, fig. 7, d'après GUIGNARD, 52). Le nucelle y est réduit à ce qu'il est chez le *Thesium*, mais le sac embryonnaire est resté comparable à celui de l'*Osyris alba*. La branche ascendante qui renferme l'oosphère à son sommet se développe donc hors du nucelle. Avec le *Thesium divaricatum* (Pl. XI, fig. 9, d'après GUIGNARD, 52), nous assistons déjà à une réduction considérable du sac embryonnaire dont la branche ascendante n'existe plus. Mais le sommet du sac embryonnaire sort encore du nucelle et est à nu dans la cavité carpellaire. Enfin, chez le *Thesium humile* plus encore que chez les *T. alpinum*, *T. montanum* et *T. intermedium*, le sac embryonnaire reste complètement entouré par le nucelle.

Ces rapprochements s'imposent d'autant plus que ces gynécées, si dissemblables à un moment de leur évolution, donnent finalement des fruits dans lesquels l'embryon a toujours la même position relative. D'une part, dans l'*Osyris alba* et le *Santalum album*, l'oosphère est située du côté stylaire de l'ovaire et le noyau secondaire du côté basilaire (Pl. XI, fig. 7 et 8). La radicule de l'embryon, qui se différencie vers le micropyle de l'ovule dont l'oosphère marque l'emplacement, est donc normalement dirigée vers le sommet stylaire du

fruit. Oosphère et noyau secondaire ont une position relative inverse dans l'ovaire des *Thesium* (Pl. X, fig. 6; Pl. XI, fig. 1, 4 et 9). Malgré cela, la position de l'embryon dans le fruit mûr reste la même que chez les autres Santalacées : la radicule regarde le sommet stylaire du fruit. Il se produit, dès les premiers stades de différenciation de l'embryon, un changement dans la direction de l'axe de ce dernier (52, 71). Tout se passe comme si le sommet du nucelle était *virtuellement* dirigé vers le haut. L'ovule des Santalacées est donc, en fait ou en puissance, un ovule campylotrope.

## LE FRUIT

**Formation.** — Tout de suite après la floraison, les sépales se replient vers le haut et coiffent le jeune fruit dont l'ovaire grossit (Pl. X, fig. 2 et 4). Dès ce moment, le noyau secondaire se divise. L'un des noyaux fils occupe à peu près la place du noyau secondaire. Il grossit beaucoup. Son nucléole devient volumineux. C'est le noyau du suçoir que constitue alors le sac embryonnaire (Pl. XI, fig. 2). L'autre noyau se place vers le sommet du sac embryonnaire, au niveau de l'oosphère. Il se divise et, rapidement, il est le point de départ d'un petit massif cellulaire qui représente le jeune albumen. Cet albumen se développe donc tout à fait au sommet de l'ovule (Pl. XI, fig. 5). Il fait éclater le nucelle plutôt qu'il ne le digère. Il apparaît alors comme une petite masse sphérique suspendue à l'ovule (Pl. XI, fig. 6).

L'oosphère donne pendant ce temps naissance à l'embryon. Pour le *T. alpinum* et le *T. intermedium*, HOFMEISTER (71) décrit un suspenseur très court orienté perpendiculairement à l'axe de l'ovule. GUIGNARD (52) par contre, chez le *T. divaricatum*, observe que l'embryon est dépourvu de suspenseur. L'oosphère, d'abord accolée à la membrane du sac embryonnaire, est bientôt séparée de cette membrane. Aussi l'embryon se différencie au sein de l'albumen. Son axe est à l'origine perpendiculaire à l'axe de l'ovule, qui est en même temps l'axe de l'ovaire. Mais, au cours de son développement, l'embryon se déplace de façon à s'orienter dans l'axe du fruit, sa radicule dirigée vers le sommet stylaire.

L'embryon du *T. humile* prend naissance comme celui du *T. divaricatum*. Il est dépourvu de suspenseur. Il apparaît dans l'albumen sous forme d'une petite masse ovoïde localisée vers la partie supérieure interne de ce dernier (Pl. XI, fig. 2, 5 et 6). Faute d'avoir saisi le premier cloisonnement de l'oosphère, la direction primitive de l'axe de l'embryon n'a pu être précisée. Mais, de très bonne heure, cet embryon s'oriente parallèlement à l'axe du fruit (Pl. XI, fig. 6). Jeune, il est formé d'un massif de petites cellules indifférenciées, à

noyau volumineux pourvu d'un nucléole de 2 à 3  $\mu$ . L'albumen, qui l'enveloppe complètement, a des cellules plus grandes, à noyau plus volumineux, dont le nucléole atteint 4 à 5  $\mu$  (Pl. XI, fig. 2).

Les noyaux des cellules du nucelle renferment à l'origine un nombre variable de petits grains de chromatine (Pl. XI, fig. 1). Au fur et à mesure que la graine grossit, la chromatine de ces noyaux disparaît. Au stade figuré Pl. XI, fig. 2, l'hématoxyline ne colore plus que de très fines granulations; beaucoup de noyaux même restent complètement incolores. Au même titre que les deux ovules avortés, le nucelle de l'ovule fécondé est donc appelé à disparaître, écrasé par l'albumen qui grossit. La colonne placentaire est de même repoussée contre les parois du fruit, où on la retrouve sous forme d'un cordon aplati encastré dans l'albumen (Pl. XII, fig. 3, en c) lorsque le fruit est mûr.

Dès le début de sa formation, l'albumen est donc à nu dans la cavité ovarienne. Il est relié à la colonne placentaire par le long suçoir qui dérive du sac embryonnaire (Pl. XI, fig. 2 et 6). Il entre directement en contact avec le parenchyme lâche qui forme la partie interne des parois de l'ovaire. Il en digère le contenu des cellules qu'il écrase au fur et à mesure de sa croissance.

La région moyenne des parois de l'ovaire se transforme en sclérenchyme pendant ce temps. Au début de cette transformation, les cellules de parenchyme qui constitueront la surface du sclérenchyme renferment des cristaux cubiques d'oxalate de chaux que l'on caractérise aisément par leur solubilité dans l'acide sulfurique, avec formation d'aiguilles de sulfate de calcium.

Le parenchyme chlorophyllien qui forme la partie externe des parois de l'ovaire se dessèche enfin, laissant apparaître en relief le réseau de ses nervures. Il conserve sa couleur verte ou jaunit rapidement, surtout si la graine reste au soleil.

**Constitution.** — Le fruit mûr est un akène ovoïde de 4<sup>mm</sup> de long et 2<sup>mm</sup> 25 de diamètre, quand il s'est développé sur des plantes vigoureuses (Pl. XII, fig. 4). Il pèse environ 10 mmgr. Ses enveloppes constituent de 53 à 56 % de son poids et son amande de 44 à 47 % (Tableau I, p. 26). L'amande est entourée par une coque ovoïde de sclérenchyme de 175  $\mu$  d'épaisseur en général, recouverte par une couche de parenchyme chlorophyllien desséché de 75  $\mu$  d'épaisseur, en moyenne (Pl. XII, fig. 1 et 3).

La coque de sclérenchyme présente, à son pôle placé sous le style, trois lignes divergentes légèrement saillantes (Pl. XII, fig. 2) que l'on voit très bien après avoir usé le parenchyme chlorophyllien sur de la toile d'émeri (Pl. XII, fig. 5). A leur niveau, le sclérenchyme est formé

de cellules allongées dont l'axe leur est parallèle (Pl. XIII, fig. 4). Cette structure anatomique particulière fait visiblement de ces régions trois zones de moindre résistance. Aussi, sous la pression de l'albumen, qui gonfle lorsque la graine germe, la coque éclate suivant ces trois lignes et le fruit s'entr'ouvre (Pl. XIV, fig. 2). Ainsi se révèlent morphologiquement les trois carpelles qui concourent à la formation du gynécée des *Thesium*. Chaque ovule dérive d'ailleurs de l'un de ces carpelles, comme l'a montré VAN TIEGHEM (137).

Tout le reste du sclérenchyme a une structure très homogène. Il est formé de cellules isodiamétriques à parois épaisses, lignifiées, creusées de très nombreux canalicules (Pl. XIII, fig. 1 et 2). Il possède donc la constitution habituelle des sclérenchymes. Les cellules internes du parenchyme chlorophyllien desséché qui entoure la coque de sclérenchyme (Pl. XII, fig. 1, 3, 6, et Pl. XIII, fig. 1) renferment de nombreux cristaux cubiques d'oxalate de chaux. Du côté du style persistent les sépales desséchés, repliés et accolés les uns contre les autres (Pl. XII, fig. 1 et 4). Du côté opposé existe un parenchyme non chlorophyllien, irrégulièrement plissé à sec (Pl. XII, fig. 4), gonflé dès que la graine absorbe de l'eau (Pl. XII, fig. 1). Ce parenchyme incolore correspond à la partie du fruit qui était engagée entre les deux bractées accompagnant la fleur (Pl. X, fig. 1).

Les faisceaux vasculaires qui forment les nervures sont accolés au sclérenchyme ou encastrés dans des dépressions de sa surface. Ils apparaissent en relief sur les parois latérales du fruit mûr (Pl. XII, fig. 3, 4 et 6).

Du côté interne persistent les membranes des cellules de l'endocarpe que l'albumen a digérées et écrasées contre le sclérenchyme. Elles forment une couche très mince entièrement désorganisée (Pl. XIII, fig. 1, en i).

La graine est complètement dépourvue de téguments propres. Elle est formée d'un embryon noyé dans l'albumen (Pl. XII, fig. 1 et 3). L'embryon est droit, logé dans l'axe de l'albumen et par conséquent dirigé suivant l'axe du fruit. Il mesure 1<sup>mm</sup> 75 de long; ses cotylédons, à section semi-circulaire et accolés l'un à l'autre (Pl. XIII, fig. 3), forment le tiers de sa longueur; il est légèrement renflé du côté de sa radicule, qui est dirigée vers le style du fruit.

L'albumen est un parenchyme régulier dont les réserves sont essentiellement formées de grains d'aleurone. Colorés par l'éosine après fixation par l'acide picrique en solution alcoolique ou observés directement dans l'huile de cèdre, ces grains d'aleurone se montrent constitués par une masse fondamentale (rose à enveloppe rouge dans l'éosine) et par un ou deux globoides (incolores dans l'éosine). Ils

mesurent de 4 à 8  $\mu$  de diamètre, avec des globoïdes de 1 à 4  $\mu$ . Ces derniers, surtout lorsqu'ils sont gros, font souvent saillie hors de la masse fondamentale (Pl. XIV, fig. 6 et 7).

La coque de sclérenchyme qui entoure la graine des *Thesium* est un élément important du fruit de ces Santalacées, tant au point de vue systématique qu'au point de vue biologique. L'étude des conditions de la germination des graines fera apparaître son rôle physiologique. Au point de vue systématique, elle permet de rapprocher l'akène des *Thesium* de la drupe d'autres Santalacées telles que l'*Osyris alba*. L'akène des *Thesium* ne diffère d'une drupe que par un détail : les cellules du parenchyme chlorophyllien meurent et se dessèchent au lieu de rester vivantes et remplies de suc cellulaire. Akène et drupe possèdent par ailleurs la même couche de sclérenchyme. Ainsi, le fruit des Santalacées n'a pas une constitution plus hétérogène que celui des Amygdalées parmi lesquelles, à côté des espèces à drupes typiques, se trouve l'Amandier, dont le parenchyme chlorophyllien du jeune fruit se dessèche à maturité et forme les écales.

#### LE SYSTEME RADICULAIRE

**Racine.** — Le système racinaire du *Thesium humile* a sensiblement l'importance de celui d'une plante autotrophe de même développement aérien. Mais ses ramifications ultimes, blanches, lisses, ne portent que peu ou pas de poils absorbants. La racine principale de plantules développées sur du papier buvard humide est souvent pourvue d'un manchon pilifère bien apparent (Pl. XIV, fig. 4). Mais les poils qui le constituent sont beaucoup plus courts que ceux qui se forment dans les mêmes conditions sur les racines des végétaux non parasites. Cette atrophie partielle des poils absorbants est un caractère des hémiparasites radicales. Il est donc normal de la retrouver, bien marquée, chez le *Thesium humile*.

A quelques millimètres de la coiffe, le cylindre central des jeunes racines renferme deux faisceaux ligneux alternant avec deux faisceaux libériens. Très vite, quelques vaisseaux de métaxylème se différencient dans l'axe de la racine, unissant l'un à l'autre les deux faisceaux ligneux primitifs. La racine comprend alors une lame de bois qui sépare les deux faisceaux libériens. L'endoderme est bien apparent à ce niveau, caractérisé par les cadres cutinisés de ses cellules qui alternent régulièrement avec celles du péricycle. L'écorce n'est formée que d'un petit nombre d'assises de cellules. Quelques-unes des cellules de l'assise pilifère se prolongent en poils absorbants relativement courts. Mais, très vite, une couche subéreuse se différencie, aux dépens des cellules de l'assise pilifère seule ou aux dépens des cellules de l'assise pilifère et de l'assise sous-jacente.

Des formations secondaires libéro-ligneuses se produisent dans toutes les ramifications du système radiculaire, même dans les plus grêles (Pl. XV, fig. 4, et Pl. XVII, fig. 1). A quelque distance du sommet, les tissus vasculaires d'une racine sont constitués par un cylindre de bois d'autant plus riche en gros vaisseaux que la racine est plus grêle. Le liber forme autour du bois un anneau complet. Dans les ramifications un peu importantes, et surtout dans la racine principale, se montrent des rayons médullaires qui ne sont pas différenciés dans les fines ramifications.

Les formations secondaires n'intéressent que le cylindre central. Par suite de l'augmentation du diamètre de la racine, les cellules de l'écorce grossissent et subissent quelques cloisonnements (cloisons orientées radialement). Mais il n'y a pas trace de formations secondaires subéro-phellodermiques. Si les formations libéro-ligneuses sont peu développées, les deux assises externes de l'écorce persistent, différenciées en couche subéreuse. Sinon, elles disparaissent; des cellules plus profondes de l'écorce deviennent superficielles et forment une couche subéreuse mal individualisée. Quant à l'endoderme, il a perdu ses caractères distinctifs, et ses cellules se confondent avec les autres cellules de l'écorce.

**Suçoirs.** — Les suçoirs sont répartis sur l'ensemble du système radiculaire. Ce sont de petits corps blancs, ovoïdes ou en forme de massue (Pl. V et Pl. XV, fig. 3, b à l), dont le sommet comporte deux lèvres qui ensellent la racine nourricière. Ces suçoirs sont toujours fixés sur des racines vivantes. On ne les rencontre jamais attachés à des débris organiques morts ou à des substances minérales, comme le fait a été signalé pour beaucoup d'hémiparasites radicales (*Lathraea clandestina*, 30; *Metamphyrum*, 47, 58; *Santalum album*, 3, par ex.).

Les suçoirs ne se forment jamais au sommet des racines. Ils sont toujours latéraux. Les ébauches de suçoirs se trouvent en général dans la partie de la racine qui correspond à la région pilifère. Exceptionnellement il peut en apparaître au voisinage immédiat de la coiffe (Pl. XV, fig. 3, en j). Il ne semble pas qu'il puisse s'en former sur les racines âgées dont la surface est déjà de teinte jaunâtre.

Les suçoirs de *Thesium humile*, comme ceux du *T. humifusum* étudiés par VAN TIEGHEM (137), sont des formations spéciales qui n'ont pas la même origine que les radicelles. Sur une racine de *Thesium humile*, une jeune radicelle apparaît comme un mamelon conique qui sort à travers une déchirure de l'écorce (Pl. XV, fig. 3, en a). Le léger renflement ovoïde qui représente un jeune suçoir a, d'emblée, un aspect bien différent (Pl. XV, fig. 3, en b et j). Il est à ce moment

formé d'une région externe qui dérive de l'écorce et d'une région interne, née du cylindre central (Pl. XV, fig. 5). Beaucoup de ses cellules sont remplies de grains d'amidon simples ou composés, dont le diamètre oscille entre 2 et 10  $\mu$ . Cet amidon disparaît dans le suçoir dont l'évolution est terminée.

Dès que le jeune suçoir arrive au contact de la racine nourricière qui a provoqué sa formation, son écorce se moule sur la surface de cette racine et forme ainsi deux replis latéraux désignés sous le nom de replis préhenseurs. Sa partie centrale continue à s'accroître, digère les cellules de l'écorce du suçoir, puis les cellules de l'écorce de la racine-hôte et donne ainsi naissance au cône de pénétration qui s'enfonce jusque dans le cylindre central de la racine parasitée (Pl. XV, fig. 2; Pl. XVI, fig. 1 à 5).

Un suçoir de *Thesium humile* complètement différencié est formé d'un pédoncule plus ou moins apparent (Pl. XV, fig. 2 et 3), souvent très réduit au point qu'il n'est pas distinct (Pl. XV, fig. 3; Pl. XVI, fig. 2, 3 et 5). L'axe de ce pédoncule est occupé par des vaisseaux du bois rattachés directement au bois de la racine du *Thesium*. Le parenchyme qui entoure ce bois est dépourvu de tubes criblés et ne constitue par conséquent pas un véritable liber.

Le suçoir proprement dit est ovoïde. Ses deux replis préhenseurs enserrrent les fines racines comme dans un étau. Il se produit parfois plusieurs étages de replis préhenseurs (Pl. XVI, fig. 5). Le même fait a été constaté chez d'autres hémiparasites (SOLM-LAUBACH chez le *Thesium pratense*, 127; FRAYSSE chez l'*Osyris alba*, 44; BARBER chez le *Santalum album*, 3) et interprété comme étant en relation avec la résistance que la racine-hôte oppose au cône de pénétration. Cette interprétation semble valable pour le *Thesium humile*.

Au lieu de se développer successivement au contact de la surface de la racine nourricière, les replis préhenseurs peuvent se former l'un à sa position normale, l'autre à la surface du cylindre central (Pl. XVI, fig. 3 et 4). Ce deuxième repli dérive alors du cône de pénétration qui se moule sur le cylindre central avant de le pénétrer, lorsque ce dernier est particulièrement riche en fibres.

L'écorce du suçoir est formée d'un parenchyme de grandes cellules, identiques à celles de l'écorce de la racine dont elles dérivent. Dans ce parenchyme prennent naissance latéralement deux lames semi-circulaires de cellules écrasées (Pl. XVI, en t). Elles constituent comme l'armature des replis préhenseurs. Elles se rejoignent parfois par leurs bords et forment alors une couche circulaire continue, plus marquée sur les côtés latéraux du suçoir, plus fine dans le plan de symétrie de ce dernier. Lorsque l'écorce du suçoir possède

plusieurs replis préhenseurs successifs, chacun d'eux est pourvu d'une bande mécanique, du nom que leur a appliqué FRAYSSE (44). Cet auteur les interprète comme formées de cellules écrasées sous l'effet de la pression développée par le cône de pénétration. Cette interprétation est valable aussi pour les suçoirs du *Thesium humile*.

La partie centrale du suçoir a la forme d'une toupie dont la pointe constitue le cône de pénétration. Elle est formée d'un massif parenchymateux de petites cellules où les colorants vitaux décèlent l'existence d'un petit nombre de vacuoles réparties autour du noyau central ou d'une vacuole centrale unique. On n'y trouve pas les vacuoles filamenteuses qui ont été signalées par DUFRENOY dans les suçoirs de *Melampyrum* ou de *Myrica* (41). Il faudrait peut-être rechercher de telles vacuoles dans la région méristématique du jeune suçoir qui donne naissance au cône de pénétration. Mais les suçoirs du *Thesium humile* sont trop petits et trop difficiles à manipuler pour se prêter à ces recherches à l'aide des colorants vitaux.

Le massif parenchymateux central est circonscrit par deux arcs de vaisseaux du bois (Pl. XVI, fig. 6 et 7) disposés symétriquement par rapport au plan défini par l'axe de la racine-hôte et l'axe du suçoir. Ce plan constitue le plan de symétrie du suçoir. Son orientation ne dépend que de la direction de la racine-hôte, ainsi que l'ont antérieurement établi de nombreux auteurs, dont CHEMIN (30) pour les suçoirs de *Lathraea*, par ex. Ces deux lames de vaisseaux annelés ou réticulés font suite aux vaisseaux du bois qui occupent l'axe du pédoncule du suçoir. Du côté de la racine parasitée, elles se rapprochent insensiblement en pointe et s'unissent en un cordon vasculaire au sommet du cône de pénétration. Les vaisseaux qui les constituent se sont différenciés progressivement, du bois de la racine du *Thesium* vers le bois de la racine de l'hôte avec lequel ils entrent finalement en contact. Leurs extrémités s'appliquent indifféremment sur des vaisseaux du bois ou sur des cellules ligneuses (Pl. XVII, fig. 4). Il s'établit donc une liaison directe entre le bois du parasite et le bois de son hôte. La sève brute que renferment les vaisseaux du bois de l'hôte peut donc passer dans le parasite sans avoir à traverser des membranes protoplasmiques à perméabilité sélective.

Les lames vasculaires de bois sont entourées, à l'extérieur, par un parenchyme indifférencié qui, de proche en proche, se relie au liber de la racine du *Thesium* (Pl. XVII, fig. 3). Mais, alors que le bleu coton colore bien la callose des tubes criblés de cette dernière, il ne permet pas de mettre en évidence l'existence de plages criblées dans le suçoir, qui ne renferme donc pas de vrai liber. Cette absence de tubes criblés dans les suçoirs des hémiparasites radicales est un fait

général bien établi. On ne peut pourtant pas en tirer des conclusions d'ordre physiologique (voir p. 85).

Le cône de pénétration est formé de cellules allongées dans le sens de son axe. Ces cellules, pourvues d'une grande vacuole centrale, viennent s'appliquer sur les tissus de la racine parasitée (Pl. XVII, fig. 2 et 4). C'est à leurs dépens que se différencient les vaisseaux du bois du cône de pénétration. Ce sont elles qui digèrent les tissus dans lesquels pénètre le cône. Les cellules digérées disparaissent sans laisser de traces, quelle que soit la nature de leur membrane.

La présence de suçoirs sur les racines du *Thesium humile* a été signalée pour la première fois par CHATIN (28). Leur structure, qui n'avait jusqu'ici pas été décrite, est identique à celle des suçoirs d'autres espèces du même genre décrits par MITTEN (100) (*T. linophyllum* ou, selon LIGNIER (95), *T. humifusum* var. *fulvipes*), BRANDT (15), PITRA (113) (*T. ramosum*), SOLMS-LAUEBACH (127) (*T. pratense*), GRANDEL (51) (*T. divaricatum*), LECLERC DU SABIEN (92) (*T. humifusum*) et aussi CHATIN (28) (*T. humifusum* et *T. australe*).

Les suçoirs de l'*Osyris alba* (44) et ceux du *Santalum album* (3) ont la même constitution générale et n'en diffèrent que par des détails anatomiques. On ne trouve pourtant pas, chez les autres Santalacées, la glande interne décrite par BARBER dans les suçoirs de l'*Olax scandens* et parfois dans ceux du *Santalum album* (3 et 4).

\* \*  
\* \*

En résumé, au point de vue morphologique et anatomique, le *Thesium humile* présente les caractères généraux d'une plante verte autotrophe. Seule la présence de suçoirs sur ses racines en révèle le parasitisme. Il ne diffère des autres espèces du même genre que par des points de détail et se rattache par l'ensemble de ses caractères au groupe des hémiparasites radicales.

---

## BIOLOGIE

---

### GERMINATION DES GRAINES

Dans du sable, de la terre ou du terreau, les graines du *Thesium humile* (nom usuel des fruits qu'il est rationnel d'adopter dans ce chapitre) germent en l'absence de toute racine de plante-hôte (essais effectués en pot). Ce fait a été établi dès 1853 par IRMISCH (75) pour le *T. montanum*, puis par SCHULTZ (125) pour le *T. intermedium* (1854). Plus récemment, KINZEL (80, 1920) a fait germer quelques graines de *T. rostratum* sur du papier buvard humide. Comme il fallait le prévoir, les graines du *T. humile* se comportent donc comme celles des autres espèces du même genre et comme celles de tous les hémiparasites.

Leur germination commence, à l'automne, trois ou quatre semaines environ après leur mise en place et se poursuit pendant tout l'hiver. Ces graines se comportent comme celles de beaucoup de plantes spontanées non parasites. On peut donc supposer, à priori, que les conditions nécessaires à leur germination sont les mêmes.

Les graines germant dans le sable avec facilité, il semblait aisé d'obtenir des plantules aseptiques sur papier buvard ou sur coton humide stérilisés, pour en essayer la culture en milieu artificiel, en présence d'un aliment carboné approprié, glucose par exemple. Contrairement à toutes les prévisions, c'est un échec absolu qui a tout d'abord été enregistré. Il était nécessaire d'en rechercher les causes. Aussi, l'étude de la germination des graines du *T. humile* constituera l'un des chapitres importants de ce travail.

### STERILISATION DES GRAINES

Les graines du *T. humile* étant surmontées par les sépales desséchés et recroquevillés sur eux-mêmes, leur stérilisation présente des difficultés que l'on ne rencontre pas avec des graines à téguments lisses.

Les graines sont récoltées une à une à la pince, sur les plantes ou, mieux, à la surface du sol, au pied d'individus vigoureux, en mai. On choisit des graines bien développées, grosses ou moyennes et on les met tout de suite, par lots de 10 ou 20, dans des tubes passés au

four à flamber. On ne récolte ainsi que des graines en bon état, à amande bien constituée et pauvres en germes de micro-organismes.

12 graines, récoltées le 20 mai 1931, sont mises en juin sur du jus de pruneaux gélosé. 10 ont apporté avec elles des germes de bactéries ou de champignons divers. Mais 2 tubes restent stériles. 2 graines sur 12 étaient donc dépourvues de germes vivants susceptibles de se développer sur gélose aux fruits.

L'asepsie des graines est obtenue en employant soit des moyens physiques, soit des agents chimiques.

a) **Moyens physiques.** — Le flambage à la lampe à alcool, avec ou sans trempage préalable des graines dans l'alcool fort, est un moyen trop brutal ou d'action trop irrégulière : si la stérilisation est suffisante, l'embryon est le plus souvent tué.

Le frottement mécanique des graines dans du sable aseptique, après enlèvement du parenchyme chlorophyllien au papier d'émeri, donne de bons résultats.

On passe au four à flamber des ballonnets à demi-pleins de sable sec. 5 graines sont mises dans un de ces ballonnets que l'on secoue vivement pendant quelques instants. Un deuxième passage dans un ballonnet identique suffit en général. Si l'on utilise des graines intactes, le pourcentage des graines rendues aseptiques par ce moyen reste faible, les germes logés entre les sépales ne pouvant être éliminés. Mais, si l'on enlève tout d'abord le parenchyme chlorophyllien desséché qui recouvre la coque lisse de sclérenchyme en frottant doucement les graines, une à une, entre deux feuilles de papier d'émeri, on aseptise couramment ainsi 9 graines sur 10. Elles se présentent alors sous l'aspect d'un corps ovoïde, blanc jaunâtre, à surface lisse.

Ce procédé a été utilisé pour écarter de façon absolue toute possibilité d'action de substances toxiques sur l'embryon.

b) **Agents chimiques.** — L'eau oxygénée n'a pas donné de résultats suffisants. Seul le bichlorure de mercure à 1 % a pu être couramment utilisé avec succès. A défaut du matériel spécial imaginé par COMBES (36), la technique suivante a été employée :

Les graines sont placées, par 5 ou par 10, dans de petits sachets de papier filtre liés avec un fil dont l'extrémité forme boucle. Ces sachets peuvent être ainsi facilement repêchés dans les ballons avec un fil chromé pour cultures dont l'extrémité est recourbée en crochet. Ils sont d'abord plongés dans de l'alcool à 95° qui mouille bien les graines dans toutes leurs anfractuosités. Ils séjournent ensuite

30' dans une solution de sublimé à 1 %. On élimine le bichlorure de mercure en laissant enfin tremper les sachets dans de l'eau ordinaire stérile, une demi-heure ou davantage. Le passage dans un seul ballon d'eau stérile suffit, mais, pour plus de sûreté, les sachets ont été souvent passés successivement dans deux ballons. Finalement, le sachet est déchiré et les graines réparties à la pince sur leur substratum définitif.

On obtient ainsi jusqu'à 70 et 80 % de graines aseptiques, malgré la protection que les sépales offrent aux germes de micro-organismes. D'autre part, le traitement n'a aucune influence sur la faculté germinative des graines. Dans du sable ou dans du terreau, par exemple, les graines traitées germent comme des graines ordinaires.

### NON GERMINATION DES GRAINES A SCLERENCHYME INTACT

De très nombreux essais ont été poursuivis durant quatre ans pour obtenir la germination des graines du *T. humile in vitro*, en milieu aseptique. Bien que très variés dans le détail, tous ceux qui ont été faits avec des graines dont la coque de sclérenchyme, normalement développée, était restée intacte, ont donné des résultats négatifs. Leur énumération précise n'est pas nécessaire. Il suffit en effet d'en donner les caractéristiques générales.

Les substratum utilisés sont les suivants :

- a) Papier filtre, en boîte de Pétri. Stérilisation à l'autoclave;
- b) Papier filtre, sous cloche, suivant la technique en usage dans les Stations d'Essais de Semences;
- c) Tampon de coton hydrophile placé sur l'étranglement d'un tube de culture à pomme de terre dont le réservoir est plein d'eau. Stérilisation à l'autoclave;
- d) Tube de verre fermé à sa partie supérieure, à demi-fermé à son extrémité inférieure, de façon à retenir les graines. Une large ouverture latérale, à 1 cm. de la base du tube, permet d'y introduire les graines, isolément ou par groupes de 2 ou 3. Le tube est disposé dans un ballon de telle sorte que sa base plonge à peine dans l'eau. Les graines sont ainsi maintenues à la surface de l'eau, en contact direct avec l'air. Stérilisation à l'autoclave;
- e) Sable ou terreau humides, dans des ballonnets de 250 cc. Les graines sont laissées en surface ou enterrées à 1 cm. environ. Stérilisation à l'autoclave;
- f) Sable, dans le col de ballons spéciaux (Pl. XVIII, fig. 1).

L'eau utilisée pour mouiller le substratum est soit de l'eau de pluie, soit de l'eau distillée, soit de l'eau des conduites de la ville de Tunis. Quelques essais ont été faits en employant des solutions nutritives minérales, avec ou sans glucose.

Tout d'abord, la plupart des essais ont été effectués à la lumière diffuse du laboratoire. Dans quelques cas, l'exposition au soleil a été tentée. Par la suite, les essais ont été réalisés à l'obscurité.

Ces essais ont été faits à des températures comprises entre 10 et 25°. Dans certains cas, la température restait fixe ou ne variait que de quelques degrés. Dans d'autres cas, les graines ont été soumises à de brusques variations de température : placées à l'étuve à 25° le jour par ex., elles étaient mises à l'air libre la nuit, la température descendant à 10° et même moins.

Les graines ont été encore soumises à des alternatives de sécheresse et d'humidité. Pour cela, les tubes de la série « d » passent alternativement d'un ballon renfermant de l'eau à un ballon renfermant du chlorure de calcium sec. Ou bien, les graines sur papier filtre, sous cloche, passent d'un cristalliseur avec de l'eau où le papier filtre s'humecte par capillarité à un cristalliseur vide où le papier filtre se dessèche, et *vice versa*. Mais des essais en pot, dans du sable, montrent que la germination se produit même si l'humidité reste constante. Il n'est donc pas surprenant que, *in vitro*, des variations d'humidité n'aient donné aucun résultat.

Des variations combinées de température et d'humidité ont été également essayées en vain (chaud et sec, puis froid et humide). On a cherché en somme à réaliser des conditions de milieu aussi proches que possible de celles qui président à la germination des graines dans la nature.

La dessiccation artificielle des graines, à l'étuve, à 50°, n'a exercé aucune influence. Il en est de même de l'irradiation des graines aux rayons ultra-violets (en collaboration avec M. MONTLAUR).

Dans les essais effectués soit sur coton (substratum c), soit dans du sable ou du terreau (substratum e), la présence de graines de Blé germées dont les racines se développaient au contact des graines du *Thesium humile* n'a exercé aucune action. De tels essais méritaient à peine d'être tentés puisque, dans la nature, la germination est indépendante des plantes-hôtes.

Sans doute, il est difficile de tirer de résultats négatifs une règle à portée générale qui comporte toujours une part d'extrapolation; cependant, on ne peut s'empêcher de penser qu'un échec aussi absolu doit tenir à des causes essentielles. Il est donc permis d'affirmer que les graines de *Thesium humile* à coque de scléren-

chyme intacte ne germent pas, *in vitro*, en milieu aseptique, bien que les conditions habituelles d'aération, d'humidité et de température soient réalisées.

## PERMEABILITE DES TEGUMENTS

En présence des résultats négatifs des essais précédents, on émet tout de suite l'hypothèse que les téguments des graines du *T. humile* doivent être imperméables à l'eau. Dans la région méditerranéenne (tout particulièrement, beaucoup de plantes spontanées (Légumineuses surtout) ont des graines à téguments imperméables; on les appelle « graines dures » (122). L'expérience montre que les graines de *The-sium humile* ne sont pas des « graines dures ».

1° Des piqûres des téguments, suffisantes pour faire germer à 100 % des « graines dures » (graines de *Medicago ciliaris* par ex.), ne provoquent que de façon irrégulière la germination des graines du *T. humile*;

2° Le parenchyme chlorophyllien desséché et le sclérenchyme qui forment les parois des graines du *T. humile* sont des tissus poreux qui s'imprègnent rapidement d'eau. Les canalicules du sclérenchyme permettent notamment les phénomènes de capillarité;

3° L'albumen de la graine sèche est à cassure vitreuse. Celui de la graine qui a séjourné au moins 48 heures au contact de l'eau est à cassure laiteuse. La différence d'aspect est très nette et très concluante;

4° Enfin et surtout, on démontre l'absorption d'eau par l'amande grâce à des pesées directes, dont les résultats sont réunis dans le tableau suivant (Tableau 1, p. 26).

Chaque lot comprend 12 graines choisies une par une en éliminant toutes celles dont les dimensions sont inférieures à la moyenne. Les pesées ont donc toutes porté sur des graines bien mûres et bien développées dans toutes leurs parties.

L'analyse des chiffres du tableau 1 montre que des graines conservées dans des tubes de verre, après dessiccation à l'air libre, renferment de 11 à 12 % de leur poids d'eau. La teneur en eau de l'amande oscille entre 9,6 et 11,1 %. Elle est donc inférieure ou au maximum égale à celle des téguments, qui varie dans de plus larges limites, de 11,4 à 14,3 %. Ces variations sont assurément liées à l'état hygrométrique de l'air. Toutes ces déterminations ont été effectuées en hiver.

Le poids des graines complètement immergées dans l'eau augmente

**TABLEAU 1**  
**TENEUR EN EAU DES GRAINES**  
(Lots de 12 graines)

|                                                        | Lot 1<br>1934 | Lot 2<br>1934 | Lot 3<br>1934 | Lot 4<br>1933 | Lot 5<br>1933 | Lot 6<br>1933    | Lot 7<br>1933 |
|--------------------------------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|------------------|---------------|
| <b>Poids initial :</b>                                 |               |               |               |               |               |                  |               |
| Graine entière                                         | 126           | 129           | 129           | 120           | 108           | 111              | 126           |
| Amande { brut                                          | »             | 57            | 60            | 54,5          | »             | »                | »             |
| { % du poids initial                                   | »             | 44,2          | 46,5          | 45,4          | »             | »                | »             |
| Téguments { brut                                       | »             | 72            | 68            | 64            | »             | »                | »             |
| { % du poids initial                                   | »             | 55,8          | 52,7          | 53,3          | »             | »                | »             |
| Perte à la section                                     | 0             | 1             | 1,5           | »             | »             | »                | »             |
| <b>Poids après dessiccation à l'étuve :</b>            |               |               |               |               |               |                  |               |
| Graine entière                                         | 113           | 115           | 115           | »             | »             | »                | »             |
| Amande                                                 | »             | 52            | 54            | »             | »             | »                | »             |
| Téguments                                              | »             | 63            | 61            | »             | »             | »                | »             |
| <b>Teneur en eau initiale, p. 100 du poids sec :</b>   |               |               |               |               |               |                  |               |
| Graine entière                                         | 11,5          | 12,2          | 11,3          | »             | »             | »                | »             |
| Amande                                                 | »             | 9,6           | 11,1          | »             | »             | »                | »             |
| Téguments                                              | »             | 14,3          | 11,4          | »             | »             | »                | »             |
| <b>Poids maximum dans l'eau :</b>                      |               |               |               |               |               |                  |               |
| Graine entière                                         | »             | »             | »             | »             | 153           | 160              | 183           |
| Amande                                                 | »             | »             | »             | »             | »             | 58               | 66            |
| Téguments                                              | »             | »             | »             | »             | »             | 91               | 95            |
| Perte à la section                                     | »             | »             | »             | »             | »             | 11               | 22            |
| <b>Poids des graines trempées après dessiccation :</b> |               |               |               |               |               |                  |               |
|                                                        |               |               |               |               |               | à l'air<br>libre | à l'étuve     |
| Graine entière                                         | »             | »             | »             | »             | »             | »                | »             |
| Amande                                                 | »             | »             | »             | »             | »             | 46               | 52            |
| Téguments                                              | »             | »             | »             | »             | »             | 54               | 51            |
| <b>Eau absorbée, p. 100 du poids initial :</b>         |               |               |               |               |               |                  |               |
| Graine entière                                         | »             | »             | »             | »             | 41,6          | 44,1             | 45,2          |
| Amande                                                 | »             | »             | »             | »             | »             | 26,1             | »             |
| Téguments                                              | »             | »             | »             | »             | »             | 68,5             | »             |
| <b>Teneur maximum en eau, p. 100 du poids sec :</b>    |               |               |               |               |               |                  |               |
| Graine entière                                         | »             | »             | »             | »             | »             | »                | 77,6          |
| Amande                                                 | »             | »             | »             | »             | »             | »                | 26,9          |
| Téguments                                              | »             | »             | »             | »             | »             | »                | 86,2          |

pendant 48 heures, puis reste stationnaire. Avant chaque pesée, l'eau retenue à la surface des graines est enlevée à l'aide de papier filtre. Les poids obtenus les deuxième, troisième, quatrième et cinquième jours sont constants à 2 mmgr. près. L'absorption de l'eau est donc terminée en 48 heures. Elle est de 42 à 45 % du poids initial des graines.

Pour déterminer la teneur en eau initiale et finale de l'amande et des téguments, les graines sont sectionnées au rasoir. Albumen et téguments sont séparés avec soin par fragments à l'aide de pinces et d'aiguilles. Avec les graines sèches, les pertes sont négligeables; elles sont tout au plus de 1,25 % du poids total. Il n'en est pas de même lorsqu'on opère avec des graines qui ont absorbé de l'eau. L'albumen laiteux mouille alors la surface du carreau de faïence sur lequel on opère et, pendant l'opération, qui exige un quart d'heure environ pour 12 graines, les tissus se dessèchent, d'autant plus vite que l'atmosphère est plus sèche. Ainsi, le lot n° 6 a perdu à ce moment 11 mmgr. et le n° 7, 22 mmgr., soit 12 % de son poids initial. Cette perte est surtout constituée par de l'eau, puisque le poids sec de l'amande reste à peu près le même dans les lots 2, 3 et 7, qui sont à l'origine presque identiques. Or, même en ne prenant que les chiffres du lot 7, qui sont les moins favorables à la thèse défendue, on voit que l'amande renferme encore 26,9 % de son poids d'eau, soit plus du double de sa teneur initiale. Sa teneur réelle est sûrement plus élevée encore, puisque la perte d'eau pendant la section des graines (12 %) a affecté aussi bien l'amande que les téguments. Le chiffre que fournit le lot 6, où la perte a été plus faible, est d'ailleurs supérieur à celui du lot 7 puisque l'albumen, desséché seulement à l'air libre (sa teneur en eau est encore de l'ordre de 10 %), perd néanmoins 26,1 % de son poids d'eau.

Les téguments absorbent beaucoup plus d'eau que l'amande puisque leur teneur finale est au moins de 86 %, chiffre observé. On peut remarquer que les téguments, formés de cellules mortes, laissent certainement diffuser dans l'eau des substances solubles. Les lots 2, 3 et 7, à l'origine identiques ou presque, renferment à peu près le même poids d'amande. Les deux premiers lots renferment par contre plus de 60 mmgr. de téguments; le dernier, qui a trempé 5 jours dans l'eau, n'en renferme plus que 51 mmgr. La perte est de l'ordre de 18 % du poids initial des téguments. L'eau où ont séjourné des graines est d'ailleurs nettement colorée en jaune.

En résumé, bien qu'il soit impossible de déterminer avec précision la répartition de l'eau entre l'amande et les téguments, l'absorption d'eau par l'amande est établie de façon incontestable. Les téguments

sont donc perméables. Les graines du *Thesium humile* ne sont pas des « graines dures ».

## ROLE DU SCLERENCHYME

*In vitro*, en milieu aseptique et à l'obscurité, les graines du *Thesium humile* germent jusqu'à 100 % si on blesse la coque de sclérenchyme qui entoure l'amande. On arrive au même résultat en corrodant chimiquement ou biologiquement ce sclérenchyme qui apparaît ainsi comme l'obstacle essentiel qui s'oppose à la germination des graines intactes.

## ATTAQUE MECANIQUE

A la suite de lésions mécaniques qui intéressent le sclérenchyme, les graines germent facilement en milieu aseptique dans les conditions de milieu les plus diverses. Il suffit de les mettre dans du sable imbibé d'eau, sur du buvard ou du coton humides, pour obtenir en une dizaine de jours la sortie de la radicule, premier indice certain de leur germination. Les résultats les meilleurs et les plus constants s'obtiennent à l'obscurité, à des températures comprises entre 12 et 18°. La plupart des essais résumés dans le tableau 2, p. 29, ont été faits sur coton humide, dans des tubes de cultures à pomme de terre. Tous ont été souvent répétés avec des résultats identiques, certains plus de vingt fois, pour étudier d'autres aspects du même problème. Bien que portant sur un nombre très réduit de graines, parce qu'ils se rapportent chacun à un essai défini, les chiffres du tableau 2 ne laissent place à aucune possibilité d'erreur accidentelle.

Il suffit donc d'enlever les sépales en grattant la surface du sclérenchyme avec un scalpel pour permettre déjà à quelques graines de germer. Le scalpel entame les bandes saillantes qui divergent à partir du sommet styloïde du fruit et agit de façon irrégulière sur l'intégrité du sclérenchyme. Aussi les résultats sont inconstants.

En piquant les parois latérales de la graine avec une aiguille à dissection, on obtient des résultats déjà meilleurs. Dans certains cas, l'aiguille agissant à la façon d'un coin minuscule fait éclater la coque de sclérenchyme. On perçoit nettement à l'oreille le léger craquement qui en résulte et les graines qui font entendre ce craquement germent toujours. Les faits ultérieurs montrent en effet que les graines qui germent sont celles chez lesquelles la piqûre a provoqué une fêlure du sclérenchyme. Les piqûres agissent donc de toute autre façon que chez les graines à téguments imperméables et, par conséquent, beaucoup plus irrégulièrement.

**TABEAU 2**

**ATTAQUE MECANIQUE DU SCLERENCHYME**

| <i>Etat des graines</i>                              |    | Nombre | Germées après (jours) |              |     | Total<br>p. % |
|------------------------------------------------------|----|--------|-----------------------|--------------|-----|---------------|
|                                                      |    |        | 10                    | 14           | 18  |               |
| <b>1) Graines stérilisées au su-<br/>blimé :</b>     |    |        |                       |              |     |               |
| Intactes, témoin .....                               | 10 | 0      | 0                     | 0            | 0   | 0             |
| Sépales grattés au scalpel.....                      | 16 | 1      | 2                     | 3            | 19  |               |
| Piquées sur le ventre.....                           | 10 | 4      | 6                     | 6            | 60  |               |
| Fendues sur le ventre.....                           | 10 | 6      | 10                    | 10           | 100 |               |
| Calotte stylaire enlevée.....                        | 10 | 10     | 10                    | 10           | 100 |               |
| Calotte basilaire enlevée.....                       | 10 | 8      | 8                     | 8            | 80  |               |
| Calotte basilaire enlevée.....                       | 10 | 9      | 9                     | 9            | 90  |               |
| Calotte latérale enlevée.....                        | 10 | 8      | 8                     | 8            | 80  |               |
| <b>2) Graines stérilisées par frot-<br/>tement :</b> |    |        |                       |              |     |               |
| Sclérenchyme intact. Témoin.....                     | 10 | 0      | 0                     | 0            | 0   |               |
| Calotte stylaire enlevée.....                        | 10 | 7      | 7                     | 9 (24 jours) | 90  |               |
| Calotte stylaire enlevée.....                        | 10 | 6      | 8                     | 8            | 80  |               |

Mais si, d'un coup de rasoir, on enlève la calotte stylaire du sclérenchyme de la graine (section suivant AB, Pl. XII, fig. 1), les résultats deviennent très réguliers. Lorsque aucune cause accessoire n'intervient (développement abondant de moisissures à la suite d'infections accidentelles, par ex.), toutes les graines germent en une dizaine de jours (en 7 jours même, à la température de 15-16°). Le jour où la veille de la sortie de la radicule, l'albumen augmente rapidement de volume et fait irrégulièrement éclater la coque de sclérenchyme à partir de la section. Le développement ultérieur de l'embryon est tout à fait normal.

Lorsque l'opérateur a acquis quelque habitude, la section ne blesse que l'albumen et évite le sommet de la radicule de l'embryon. Sinon, l'albumen, en absorbant de l'eau, expulse en partie ou en totalité l'embryon. C'est un simple phénomène mécanique qui se produit en 24 heures. Lorsque l'expulsion est complète, l'albumen ne se gonfle pas, la coque n'éclate pas. Les phénomènes diastasiques de solubilisation des réserves de l'albumen ne se produisent donc pas en l'absence des cotylédons de l'embryon. Si l'expulsion n'est que partielle, si les cotylédons au moins restent engagés dans l'albumen, l'embryon ne faisant saillie que d'une fraction de millimètre, la germination se produit, mais les plantules obtenues sont moins vigoureuses.

Si, d'un coup de rasoir, on enlève la calotte basilaire du scléren-

chyme de la graine (section suivant CD, Pl. XII, fig. 1), l'albumen fait éclater encore le reste des téguments vers le dixième jour, comme dans le cas précédent. Mais alors, l'allongement de l'embryon a pour résultat de pousser les cotylédons hors de l'albumen (Pl. XIV, fig. 3). Le développement ultérieur de l'embryon est réduit. Dans le sable, les plantules nées dans ces conditions ne sont pas viables. Encore une fois, les cotylédons seuls se montrent capables de digérer l'albumen.

Le pourcentage des graines qui germent après section de la calotte basilaire du sclérenchyme est presque aussi élevé que celui que donne l'enlèvement de la calotte opposée. On obtient également de bons résultats en coupant une calotte de sclérenchyme sur les parois latérales de la graine ou en fendant tout simplement ce sclérenchyme dans son plan équatorial, sans en enlever de morceaux.

L'enlèvement du parenchyme chlorophyllien, que l'on réalise en frottant doucement les graines entre deux feuilles de papier d'émeri, n'a aucun effet, tant que la coque de sclérenchyme reste intacte. Mais, si on la sectionne à son tour, on obtient alors, à peu de choses près, les mêmes résultats qu'en opérant avec des graines pourvues de leur parenchyme chlorophyllien et stérilisées au sublimé. Si pourtant quelques graines ne germent pas (voir Tableau 2), on peut en trouver la raison dans l'intervention de phénomènes accessoires. Ces manipulations ne peuvent être faites qu'à l'aide de pinces modifiées de façon à saisir et maintenir exactement dans la position voulue ces petites graines ovoïdes de  $4 \times 2^{mm}25$ . Les graines qui, trop serrées, éclatent sous la pince au moment où l'on donne le coup de rasoir, ne germent pas en général, l'albumen ou l'embryon étant profondément blessés. Lorsque le parenchyme chlorophyllien est enlevé, les graines sont encore plus difficiles à manipuler; elles sont en effet plus petites et plus lisses. Il n'est pas surprenant que les résultats obtenus dans ces conditions ne soient pas aussi constants que lorsqu'on opère avec des graines complètes.

En somme, pour faire germer les graines du *Thesium humile* en milieu aseptique, il suffit d'entamer légèrement la coque de sclérenchyme qui entoure l'amande. Tous les résultats obtenus en blessant mécaniquement les téguments aboutissent à cette conclusion.

On peut même ajouter, comme preuve indirecte à l'appui de cette interprétation, que les graines récoltées avant maturité complète, avant que le sclérenchyme n'ait par conséquent acquis sa résistance normale, germent directement, sans blessure préalable :

Des graines de grosseur normale, mais incomplètement mûres, sont récoltées en mai 1933. Mises à sécher dans des tubes de verre,

au soleil, elles sont conservées jusqu'en février 1934. Le 24 février, on met en même temps, sur du coton humide, 10 graines stérilisées au sublimé et intactes et 10 graines à calotte stylaire sectionnée. Les résultats sont les suivants :

**TABEAU 3**

**GRAINES RECOLTEES AVANT MATURITE COMPLETE**

|                        | Nombre | Germées après (jours) |    |    | Total<br>p. % |
|------------------------|--------|-----------------------|----|----|---------------|
|                        |        | 10                    | 16 | 24 |               |
| Graines coupées .....  | 10     | 0                     | 2  | 3  | 30            |
| Graines intactes ..... | 10     | 0                     | 2  | 3  | 30            |

La faculté germinative de ces graines est très imparfaite, en raison de leur récolte trop précoce. Celles qui, sectionnées, ne germent pas, doivent être considérées comme mal formées. Donc, toutes les bonnes ont germé, dans la série des graines intactes.

On ne peut pas faire intervenir ici une action de blessure, possible à priori dans les essais précédents où l'albumen est toujours blessé. AXENTJEV (1) a d'ailleurs établi pour d'autres graines que les lésions de l'albumen ou de l'embryon sont sans action sur les processus de la germination. On voit donc en définitive que l'état du sclérenchyme est un des facteurs essentiels de la germination ou de la non germination des graines du *Thesium humile*.

**ATTAQUE CHIMIQUE**

Au lieu d'agir sur le sclérenchyme en le piquant ou en le sectionnant, on peut le corroder avec des produits chimiques. L'acide sulfurique a été souvent utilisé avec succès (1, 128<sup>bis</sup>) pour détruire le tégument des graines sans nuire à l'embryon. Avec les graines du *Thesium humile*, son action est trop énergique lorsqu'elle s'exerce librement; il n'est pas possible de saisir le moment où, le sclérenchyme étant suffisamment corrodé, la faculté germinative de la graine est encore intacte.

Des lots de 6 graines chacun sont immergés dans l'acide sulfurique concentré. Après un temps variable, les graines sont rincées dans une solution diluée de carbonate de soude, lavées dans de l'eau et semées dans du sable. Les résultats sont les suivants :

TABLEAU 4

ACTION DE L'ACIDE SULFURIQUE CONCENTRE

| Durée d'action | Nombre | Graines<br>germées | Graines restées<br>en bon état | Graines altérées |
|----------------|--------|--------------------|--------------------------------|------------------|
| 30' .....      | 6..... | 0.....             | 6.....                         | 0                |
| 1 h. 15'.....  | 6..... | 0.....             | 6.....                         | 0                |
| 2 h. 45'.....  | 6..... | 2.....             | 1.....                         | 3                |
| 3 h. 30.....   | 6..... | 0.....             | 0.....                         | 6                |

Les graines de *Thesium humile* peuvent donc résister à une immersion de 2 h. 30 dans l'acide sulfurique concentré.

D'autre part, des lots de 10 graines sont traités à l'acide sulfurique pendant 1 à 6 heures. Après élimination de l'acide, trempage dans une solution de carbonate de soude, puis dans l'eau ordinaire comme précédemment, les graines sont mises sur du papier buvard humide, sous cloche et à l'obscurité. Aucun ne germe. Le sclérenchyme de celles qui sont encore vivantes n'est pas suffisamment corrodé. Lorsque l'acide a pénétré profondément, l'albumen est attaqué et visiblement altéré. En particulier, les graines qui ont séjourné 6 heures dans l'acide sulfurique se laissent décortiquer avec la plus grande facilité, mais leur albumen est devenu translucide.

En localisant l'action de l'acide sulfurique, on peut obtenir des résultats positifs.

Le 20 février 1934, 9 graines sont plongées dans le xylol d'abord, qui les mouille bien, puis, rapidement, dans de la paraffine fondue. Avec un scalpel on entame ensuite la paraffine suivant une ligne qui circonscrit la graine à son équateur. Les graines ainsi traitées sont immergées dans l'acide sulfurique pendant 6 heures. Les téguments sont corrodés suivant le trait équatorial tracé au scalpel. La plus grande partie de leur surface est efficacement protégée par la paraffine. Après enlèvement de l'acide sulfurique, les deux calottes qui recouvrent l'amande sont facilement séparées et l'amande est mise à nu.

Grâce à cet artifice, l'action nocive de l'acide sulfurique sur l'albumen est localisée. Ces amandes nues sont mises en tube sur coton humide, à la lumière diffuse. Six sur neuf germent, soit 66 %. C'est le pourcentage que l'on obtient à la lumière diffuse avec des graines à sclérenchyme sectionné au rasoir. Mais la plupart des plantules sont chétives ou anormales.

L'acide azotique concentré, qui a donné de bons résultats à SPAETH (129<sup>bis</sup>), n'a pas été employé. Mais les solutions saturées d'acide chromique, qui dissolvent le ciment intercellulaire de pectate de chaux, permettent d'obtenir un pourcentage élevé de germinations tout à fait normales.

Les graines sont immergées dans une solution saturée d'acide chromique, puis rincées à l'eau et mises sur coton humide, en tube de verre. Une immersion de 24 heures détruit le parenchyme chlorophyllien et met le sclérenchyme à nu. Mais la corrosion de ce dernier pour permettre la germination demande 48 heures. Après trois jours de séjour dans la solution d'acide chromique, la faculté germinative des graines est encore normale.

**TABLEAU 5**  
**ACTION DE L'ACIDE CHROMIQUE**

| Durée de l'immersion | Nombre de graines | Graines germées après |          | Total p. % |
|----------------------|-------------------|-----------------------|----------|------------|
|                      |                   | 11 jours              | 15 jours |            |
| 24 h.....            | 10.....           | 0.....                | 0.....   | 0          |
| 48 h.....            | 10.....           | 6.....                | 7.....   | 70         |
| 48 h.....            | 10.....           | 7.....                | 9.....   | 90         |
| 72 h.....            | 10.....           | 7.....                | 9.....   | 90         |

La coque de sclérenchyme éclate suivant ses trois lignes de déhiscence, de la même façon que dans la nature, et les plantules que l'on obtient sont tout à fait normales.

La corrosion des téguments des graines de *Thesium humile* donne donc des résultats identiques à ceux que fournit la section du sclérenchyme avec un rasoir. Lésion mécanique ou corrosion chimique étant équivalentes, le mécanisme de leur action doit être le même.

#### ATTAQUE BIOLOGIQUE

Les téguments des graines du *Thesium humile*, parenchyme chlorophyllien et sclérenchyme, sont des tissus morts qui, à priori, doivent être rapidement la proie dans le sol des micro-organismes de l'humification. L'intervention de ces micro-organismes est inéluctable. Considérée comme indifférente, elle est en général passée sous silence dans l'étude de la germination des graines des plantes cultivées ou spontanées. Au contraire, toute une série de faits, qui seront exposés

dans l'ordre de leur découverte, établissent que l'action de ces micro-organismes remplace *in vivo* l'attaque mécanique ou chimique du sclérenchyme qu'il faut réaliser *in vitro* pour faire germer les graines du *Thesium humile*. Cette action constitue l'attaque biologique du sclérenchyme, condition absolue de la germination des graines dans les champs.

#### MICRO-ORGANISMES DES TEGUMENTS

Les graines de *Thesium humile* qui germent dans de la terre en pleins champs, dans du sable ou dans du terreau en pot, sont toujours envahies par des micro-organismes, champignons ou bactéries. Les premiers seuls ont été l'objet d'investigations précises, de nombreuses observations ayant montré qu'ils jouent le rôle essentiel.

Le parenchyme chlorophyllien est toujours entièrement désorganisé, infiltré de filaments mycéliens. Il montre souvent les fructifications conidiennes de saprophytes communs, *Cladosporium herbarum*, *Alternaria tenuis*, parfois même des périthèces de *Plaeospora sp.* Ces filaments pénètrent à travers le sclérenchyme et forment, à la surface de l'albumen, un réseau souvent très régulier qui suit le contour des cellules superficielles de l'albumen (Pl. XIV, fig. 8 et 9). Cette répartition prouve à elle seule que le développement du mycélium sous le sclérenchyme a précédé la germination. En effet, lorsque la graine a absorbé de l'eau, les cellules de son albumen sont turgescentes. La surface des cellules périphériques de ce tissu est appliquée contre le sclérenchyme de telle sorte que la ligne de jonction de deux cellules constitue une zone de moindre pression où le mycélium se localise tout naturellement. D'ailleurs, ce même réseau mycélien existe non seulement dans les graines qui viennent d'éclater, mais aussi dans les graines non germées ayant séjourné un certain temps dans le sol humide.

Ce mycélium ne pénètre jamais dans les cellules de l'albumen. Il reste complètement extérieur à la graine proprement dite (amande). Il ne rappelle donc pas du tout les filaments mycéliens des mycorhizes tels qu'on les rencontre chez les Orchidées par exemple. Aucun rapprochement dans ce sens ne se justifie.

Ces filaments mycéliens n'appartiennent pas dans tous les cas à une espèce unique et spécifique. Beaucoup de champignons saprophytes se montrent capables de pénétrer le sclérenchyme des graines du *Thesium humile*, ainsi que l'établissent des isolements multiples.

On met des graines dans du sable. Lorsque les premières plantules apparaissent, le sable est tamisé et on en isole les graines qui sont sur le point de germer mais dont le sclérenchyme n'a pas

encore éclaté. Mises sur du papier filtre ou du coton humides, ces graines germent en effet dans les jours qui suivent. Quelques-unes sont mouillées à l'alcool fort, immergées pendant 30 minutes dans une solution de sublimé à 1 %, puis rincées. En procédant aseptiquement, on enlève au rasoir les téguments et on découpe de minces calottes d'albumen qui sont placées sur des milieux nutritifs gélosés (à base de jus de fruits ou de gruau d'avoine). On obtient ainsi, souvent d'emblée en culture pure, les champignons qui ont pénétré sous le sclérenchyme.

Les espèces qui ont été isolées sont : *Alternaria tenuis*, *Plaeospora herbarum* (qui fructifie sur gélose sous sa forme conidienne *Macrosporium commune*), *Cladosporium herbarum* et *Rhizopus nigricans*. D'autres espèces existent aussi, dont la détermination n'a pu être faite, faute d'avoir obtenu des fructifications. Il ne peut s'agir dans tous les cas que d'espèces saprophytes, agents communs de la destruction dans le sol des tissus végétaux morts, au même titre que les espèces qu'il a été possible de déterminer.

Ce développement de champignons dans les téguments des graines, avant leur germination, est un phénomène si constant qu'il n'est pas possible d'avoir des plantules aseptiques en partant de graines prélevées dans le sable lorsqu'elles sont sur le point de germer. De nombreuses tentatives dans ce sens ont été faites sans succès, pour essayer la culture du *Thesium humile* sur milieux synthétiques, à un moment où la technique de la germination des graines après lésion du sclérenchyme par des moyens mécaniques ou chimiques n'avait pas encore été mise au point. Ces insuccès imprévus, qui venaient à la suite des insuccès dans les essais de germination des graines intactes en milieu aseptique effectués dans le même but, ont d'ailleurs été à l'origine des observations sur le rôle des micro-organismes dans la germination des graines du *Thesium humile*.

#### INFLUENCE DE L'ETAT SEPTIQUE OU ASEPTIQUE INITIAL

La présence, même constante, de bactéries et de champignons saprophytes d'espèces diverses dans les téguments des graines du *Thesium humile* est, par elle-même, dépourvue de signification. Le parenchyme chlorophyllien, tissu mort, ne peut pas rester aseptique dans un milieu aussi riche en micro-organismes que le sont les couches superficielles du sol. Il n'est pas surprenant que les champignons qui ont envahi le parenchyme traversent même le sclérenchyme, formé lui aussi de cellules mortes, et se glissent entre ce dernier et l'albumen, dans des zones de moindre pression.

Mais, si l'on rapproche ces faits de la non germination des graines

intactes en milieu aseptique et du rôle que jouent les lésions des léguments, on est naturellement amené à se demander si ces champignons saprophytes, en attaquant le sclérenchyme, ne sont pas des agents nécessaires à la germination. Cette hypothèse, en faveur de laquelle plaident donc déjà de fortes présomptions, deviendra encore plus vraisemblable si la germination des graines du *Thesium humile* est influencée, *toutes choses égales d'ailleurs*, par le milieu, stérile ou non stérile, dans lequel on les place. *In vitro*, malgré tous les subterfuges, on ne peut réaliser que des conditions de milieu plus ou moins anormales. Aussi, toute une série d'essais ont été effectués en pot, pour établir s'il y avait lieu de poursuivre des recherches plus précises avec l'hypothèse précédente pour guide.

Les graines utilisées pour ces essais ont été récoltées en vrac en mai 1933. On les choisit une à une, pour éliminer toutes celles qui sont visiblement mauvaises. Chaque pot reçoit 50 graines et chaque essai comporte 5 pots identiques, soit 250 graines. Les essais sont faits, les uns dans du sable de mer lavé à l'eau douce, les autres dans du terreau. Dans un certain nombre de séries, le sable ou le terreau sont stérilisés, après avoir été mis en pot, par un séjour de 2 h. à l'autoclave à 120°. Cette durée est nécessaire pour que la stérilisation soit complète jusqu'au centre du sable ou du terreau (pots de 20 <sup>cm</sup>/<sub>m</sub> de diamètre à l'ouverture). Les graines sont stérilisées par immersion dans le sublimé (voir p. 22). Les séries sont assez nombreuses pour se contrôler mutuellement. Elles sont établies de façon à faire apparaître, s'il y a lieu, des différences dans la germination des graines suivant que le milieu est, à l'origine, aseptique ou non, sans qu'aucun autre facteur, si négligeable qu'il soit en apparence, puisse être incriminé. Ces séries sont les suivantes :

## I. — SABLE DE MER

### A. — Séries de 250 graines en 5 pots

| N°    | Date du sémis |                                                                                                                  |
|-------|---------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1     | 6.11.33       | Sable ordinaire, graines ordinaires.                                                                             |
| 2     | 7.11.33       | Sable ordinaire, graines ordinaires ayant trempé dans une délayure de terre.                                     |
| 3     | 8.11.33       | Sable ordinaire, graines ordinaires ayant trempé dans une délayure de fumier.                                    |
| 3 bis | 7.11.33       | Sable ordinaire, graines ordinaires ayant trempé dans une culture de Bacille du rouissage (Bacille Kaiser n° 6). |

| N° | Date du semis |                                                                                          |
|----|---------------|------------------------------------------------------------------------------------------|
| 4  | 8.11.33       | Sable ordinaire, graines stérilisées ayant trempé dans une délayure de fumier.           |
| 5  | 8.11.33       | Sable stérilisé, graines stérilisées ayant trempé dans une délayure de fumier.           |
| 6  | 14.11.33      | Sable stérilisé, graines stérilisées ayant trempé dans une délayure de fumier stérilisée |
| 9  | 16.11.33      | Sable ordinaire, graines stérilisées ayant trempé dans une délayure de terre.            |

**B. — Séries de 20 graines en 1 pot**

Graines à parenchyme chlorophyllien enlevé par frottement sur papier d'émeri et aseptisées par frottement dans du sable stérile (voir p. 22).

|   |          |                                                                                                                          |
|---|----------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 7 | 16.11.33 | Sable stérilisé, graines aseptiques, sans parenchyme chlorophyllien, ayant trempé dans une délayure de terre.            |
| 8 | 16.11.33 | Sable stérilisé, graines aseptiques, sans parenchyme chlorophyllien, ayant trempé dans une délayure de terre stérilisée. |

Du 15 au 20 mars, lorsque aucune nouvelle germination n'est susceptible de se produire, ainsi que les observations des années précédentes l'ont montré, le sable est lavé sur un tamis et les graines recherchées une à une. Beaucoup sont vides. Ce sont des graines dont l'amande, mal développée, est décomposée. On détermine, pour chaque série, le nombre de graines restées en bon état apparent, dont la faculté germinative est conservée puisque, dans la série 9, elles ont toutes germé l'année suivante. Le pourcentage des graines germées et de celles qui sont restées à l'état latent est déterminé, pour chaque série, en ne tenant compte que des graines qui étaient bonnes, déduction faite par conséquent des graines qui ont pourri. Les résultats fournis par ces essais sont réunis dans le tableau suivant. Pour chaque série, la colonne de gauche (T) donne le nombre total des graines germées au jour de l'observation, et la colonne de droite (%), le pourcentage des graines germées à ce jour, en fonction du nombre de bonnes graines de la série (Germées + Bonnes non germées) (Tableau 6, p. 38).

TABLEAU 6

## GERMINATION DANS LE SABLE

| N° de série.....     | 1      |    | 2      |    | 3      |    | 3 bis  |    | 4      |    | 5      |    | 6      |    | 9      |    | 7     |    | 8     |    |
|----------------------|--------|----|--------|----|--------|----|--------|----|--------|----|--------|----|--------|----|--------|----|-------|----|-------|----|
|                      | T      | %  | T      | %  | T      | %  | T      | %  | T      | %  | T      | %  | T      | %  | T      | %  | T     | %  | T     | %  |
| Date                 |        |    |        |    |        |    |        |    |        |    |        |    |        |    |        |    |       |    |       |    |
| Décembre...          | 45...  | 8  | 6...   | 4  | 12...  | 9  | 2...   | 3  | 1...   | 1  | 2...   | 1  | 2...   | 2  | 2...   | 2  | 2...  | 2  | 2...  | 2  |
| 41...                | 60...  | 34 | 48...  | 44 | 21...  | 45 | 4...   | 3  | 11...  | 7  | 2...   | 2  | 2...   | 2  | 2...   | 2  | 2...  | 2  | 2...  | 2  |
| 43...                | 83...  | 43 | 34...  | 22 | 35...  | 25 | 12...  | 10 | 24...  | 15 | 2...   | 1  | 4...   | 1  | 20...  | 41 | 4...  | 6  | 2...  | 2  |
| 15...                | 98...  | 56 | 48...  | 31 | 43...  | 31 | 19...  | 16 | 30...  | 19 | 5...   | 3  | 4...   | 3  | 39...  | 22 | 3...  | 47 | 2...  | 2  |
| 16...                | 114... | 65 | 62...  | 40 | 50...  | 36 | 26...  | 23 | 44...  | 27 | 7...   | 5  | 4...   | 3  | 52...  | 29 | 3...  | 47 | 2...  | 2  |
| 18...                | 416... | 66 | 68...  | 44 | 54...  | 39 | 28...  | 24 | 49...  | 30 | 12...  | 8  | 5...   | 4  | 65...  | 36 | 3...  | 17 | 2...  | 2  |
| 20...                | 146... | 66 | 73...  | 47 | 53...  | 40 | 35...  | 30 | 55...  | 34 | 16...  | 11 | 6...   | 5  | 68...  | 38 | 4...  | 22 | 2...  | 2  |
| 22...                | 120... | 68 | 79...  | 54 | 61...  | 44 | 43...  | 37 | 66...  | 41 | 18...  | 13 | 7...   | 5  | 75...  | 42 | 4...  | 22 | 2...  | 2  |
| 25...                | 425... | 71 | 96...  | 61 | 68...  | 50 | 52...  | 45 | 81...  | 50 | 18...  | 13 | 9...   | 7  | 84...  | 47 | 4...  | 22 | 2...  | 2  |
| 28...                | 131... | 75 | 100... | 64 | 73...  | 53 | 58...  | 50 | 98...  | 61 | 21...  | 15 | 11...  | 8  | 90...  | 50 | 5...  | 28 | 2...  | 2  |
| 30...                | 136... | 78 | 105... | 67 | 79...  | 58 | 60...  | 52 | 102... | 63 | 24...  | 17 | 11...  | 8  | 92...  | 54 | 6...  | 33 | 2...  | 2  |
| Janvier.....         | 137... | 78 | 109... | 70 | 81...  | 59 | 62...  | 54 | 107... | 66 | 36...  | 25 | 41...  | 8  | 99...  | 56 | 6...  | 33 | 2...  | 2  |
| 2...                 | 139... | 79 | 109... | 70 | 83...  | 60 | 65...  | 56 | 109... | 68 | 40...  | 28 | 11...  | 8  | 102... | 57 | 6...  | 33 | 2...  | 2  |
| 6...                 | 139... | 79 | 109... | 70 | 84...  | 61 | 72...  | 63 | 109... | 68 | 40...  | 28 | 15...  | 11 | 104... | 58 | 6...  | 33 | 2...  | 2  |
| 10...                | 447... | 84 | 117... | 75 | 93...  | 68 | 72...  | 63 | 121... | 75 | 56...  | 38 | 25...  | 19 | 104... | 58 | 6...  | 33 | 2...  | 2  |
| 13...                | 448... | 85 | 125... | 80 | 100... | 73 | 77...  | 67 | 129... | 80 | 68...  | 48 | 33...  | 25 | 110... | 64 | 6...  | 33 | 1...  | 5  |
| 18...                | 448... | 85 | 128... | 82 | 102... | 74 | 78...  | 68 | 132... | 82 | 74...  | 52 | 34...  | 26 | 116... | 65 | 6...  | 33 | 1...  | 5  |
| 24...                | 448... | 85 | 128... | 82 | 103... | 75 | 83...  | 72 | 132... | 82 | 77...  | 55 | 34...  | 26 | 117... | 65 | 6...  | 33 | 1...  | 5  |
| 30...                | 448... | 85 | 128... | 82 | 103... | 75 | 83...  | 72 | 132... | 82 | 77...  | 55 | 38...  | 29 | 120... | 67 | 6...  | 33 | 4...  | 21 |
| Février.....         | 448... | 85 | 134... | 84 | 103... | 75 | 86...  | 75 | 136... | 84 | 79...  | 56 | 40...  | 31 | 120... | 67 | 6...  | 33 | 4...  | 21 |
| 3...                 | 448... | 85 | 131... | 84 | 103... | 75 | 86...  | 75 | 136... | 84 | 79...  | 56 | 40...  | 31 | 121... | 68 | 6...  | 33 | 4...  | 21 |
| 9...                 | 448... | 85 | 134... | 84 | 103... | 75 | 86...  | 75 | 136... | 84 | 79...  | 56 | 40...  | 31 | 121... | 68 | 6...  | 33 | 4...  | 21 |
| 19...                | 448... | 85 | 134... | 84 | 103... | 75 | 86...  | 75 | 136... | 84 | 79...  | 56 | 40...  | 31 | 121... | 68 | 6...  | 33 | 4...  | 21 |
| 27...                | 448... | 85 | 134... | 84 | 103... | 75 | 86...  | 75 | 136... | 84 | 79...  | 56 | 40...  | 31 | 121... | 68 | 6...  | 33 | 4...  | 21 |
| Germées :            | 448... | 85 | 134... | 84 | 103... | 75 | 86...  | 75 | 136... | 84 | 79...  | 56 | 40...  | 31 | 121... | 68 | 6...  | 33 | 4...  | 21 |
| Bonnes non germées : | 27...  | 15 | 25...  | 16 | 34...  | 25 | 29...  | 25 | 25...  | 16 | 62...  | 44 | 90...  | 69 | 58...  | 32 | 12... | 67 | 15... | 79 |
| Mauvaises :          | 75...  | 30 | 94...  | 38 | 113... | 45 | 135... | 54 | 89...  | 36 | 109... | 44 | 120... | 48 | 71...  | 28 | 2...  | 10 | 4...  | 5  |
| Total                |        |    |        |    |        |    |        |    |        |    |        |    |        |    |        |    |       |    |       |    |

Dans le terreau, les séries suivantes ont été réalisées :

## II. — TERREAU

| Série | Date du semis | 250 graines en 5 pots                                                                       |
|-------|---------------|---------------------------------------------------------------------------------------------|
| A     | 31.10.33      | Terreau ordinaire; graines ordinaires ayant trempé dans une délayure de fumier stérilisée.  |
| B     | 3.11.33       | Terreau ordinaire; graines stérilisées ayant trempé dans une délayure de fumier stérilisée. |
| C     | 30.10.33      | Terreau stérilisé; graines ordinaires ayant trempé dans une délayure de fumier.             |
| D     | 3.11.33       | Terreau stérilisé; graines ordinaires ayant trempé dans une délayure de fumier stérilisée.  |
| E     | 30.10.33      | Terreau stérilisé; graines stérilisées ayant trempé dans une délayure de fumier.            |
| F     | 6.11.33       | Terreau stérilisé; graines stérilisées ayant trempé dans une délayure de fumier stérilisée. |

La germination des plantules, notée de la même façon que dans les séries sur sable de mer, est enregistrée dans le tableau 7, p. 40.

La marche de la germination dans le sable varie beaucoup suivant les séries, comme le montrent les chiffres du Tableau 6 et, plus clairement, le Graphique I établi en partant de ces chiffres. Les dates y sont portées en abscisse et le pourcentage de graines germées dans chaque série en ordonnée. Les courbes 9' et 9a se rapportent à la germination, à l'automne suivant, des graines de la série 9 qui n'avaient pas germé en hiver. Les dates relatives à ces deux courbes, dont l'interprétation est donnée p. 66 et 68, sont placées en abscisse en haut du graphique.

Dans le sable, ce sont les graines de la série 1 qui germent le plus vite (courbe 1). Le trempage préalable des graines dans un milieu septique (délayure de terre, courbe 2; délayure de fumier, courbe 3; culture de bacille du rouissage, série 3<sup>bis</sup>, à peu de chose près superposable à la série 3), loin d'accélérer la germination dans ces conditions, la retarde plutôt. Mais la différence n'est pas nécessairement due à l'intervention des micro-organismes apportés par ces opérations, les graines de la série 1 n'ayant pas subi de trempage de même durée dans le même milieu stérilisé à l'autoclave.

Les graines stérilisées mises dans du sable ordinaire (courbe 4) germent comme les graines non stérilisées. Le traitement au sublimé n'entrave donc pas la germination. On ne peut pas lui attribuer le décalage de la courbe 9 par rapport à la courbe 2 qui s'explique très

**TABEAU 7**

**GERMINATION DANS LE TERREAU**

| Série.....  | A                    |             | B         |           | C         |           | D         |           | E         |           | F         |           |
|-------------|----------------------|-------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
|             | T                    | %           | T         | %         | T         | %         | T         | %         | T         | %         | T         | %         |
|             | Date                 |             |           |           |           |           |           |           |           |           |           |           |
| Décembre... | 11...                | 9....6      | 6....5    | 4....3    | »....»    | »....»    | »....»    | »....»    | »....»    | »....»    | »....»    | »....»    |
|             | 13...                | 18....12    | 7....6    | 8....7    | »....»    | »....»    | 2....1    | 1....1    | »....»    | »....»    | »....»    | »....»    |
|             | 15...                | 19....13    | 11....9   | 19....16  | 1....1    | 9....7    | 14....10  | 17....12  | 18....13  | 20....14  | 21....15  | 22....16  |
|             | 16...                | 27....18    | 12....10  | 25....22  | 2....2    | 14....10  | 17....12  | 18....13  | 20....14  | 21....15  | 22....16  | 23....17  |
|             | 18...                | 31....21    | 14....12  | 28....22  | 3....2    | 14....10  | 17....12  | 18....13  | 20....14  | 21....15  | 22....16  | 23....17  |
|             | 20...                | 36....25    | 18....15  | 29....25  | 7....6    | 14....10  | 17....12  | 18....13  | 20....14  | 21....15  | 22....16  | 23....17  |
|             | 22...                | 46....31    | 25....21  | 35....30  | 18....15  | 17....13  | 21....16  | 31....22  | 40....28  | 47....33  | 51....36  | 56....43  |
|             | 25...                | 66....45    | 37....31  | 38....33  | 27....22  | 21....16  | 31....22  | 40....28  | 47....33  | 51....36  | 56....43  | 61....48  |
|             | 28...                | 97....66    | 56....47  | 54....47  | 40....32  | 44....33  | 40....28  | 47....33  | 51....36  | 56....43  | 61....48  | 66....45  |
|             | 30...                | 109....75   | 69....58  | 60....52  | 48....39  | 50....37  | 47....33  | 51....36  | 56....43  | 61....48  | 66....45  | 71....52  |
| Janvier...  | 2...                 | 115....79   | 72....61  | 66....57  | 56....45  | 56....42  | 51....36  | 56....43  | 61....48  | 66....45  | 71....52  | 76....59  |
|             | 6...                 | 127....87   | 91....77  | 79....69  | 67....54  | 69....51  | 67....47  | 75....63  | 80....56  | 84....49  | 88....44  | 92....39  |
|             | 10...                | 132....90   | 99....84  | 84....73  | 70....56  | 72....54  | 75....63  | 80....56  | 84....49  | 88....44  | 92....39  | 96....34  |
|             | 13...                | 135....92   | 100....85 | 89....77  | 74....60  | 78....58  | 80....56  | 84....49  | 88....44  | 92....39  | 96....34  | 100....29 |
|             | 18...                | 137....94   | 104....88 | 96....83  | 81....65  | 91....68  | 94....66  | 107....75 | 122....86 | 134....91 | 142....83 | 149....76 |
|             | 24...                | 137....94   | 110....93 | 101....88 | 89....72  | 102....76 | 107....75 | 122....86 | 134....91 | 142....83 | 149....76 | 156....69 |
|             | 30...                | 140....96   | 114....97 | 106....92 | 96....77  | 113....84 | 122....86 | 134....91 | 142....83 | 149....76 | 156....69 | 163....62 |
| Février.... | 3...                 | 141....96,5 | 114....97 | 109....95 | 100....81 | 115....86 | 125....88 | 130....91 | 133....94 | 134....91 | 134....91 | 134....91 |
|             | 9...                 | 141....96,5 | 114....97 | 110....96 | 100....81 | 120....89 | 130....91 | 133....94 | 134....91 | 134....91 | 134....91 | 134....91 |
|             | 19...                | 141....96,5 | 114....97 | 110....96 | 100....81 | 122....91 | 133....94 | 134....91 | 134....91 | 134....91 | 134....91 | 134....91 |
|             | 27...                | 141....96,5 | 115....97 | 110....96 | 101....81 | 123....92 | 134....91 | 134....91 | 134....91 | 134....91 | 134....91 | 134....91 |
| Total {     | Germées :            | 141....96,5 | 115....97 | 110....96 | 101....81 | 123....92 | 134....91 | 134....91 | 134....91 | 134....91 | 134....91 | 134....91 |
|             | Bonnes non germées : | 5....3,5    | 3....3    | 5....4    | 23....19  | 11....8   | 8....6    | 8....6    | 8....6    | 8....6    | 8....6    | 8....6    |
|             | Mauvaises :          | 104....40   | 132....53 | 135....54 | 126....50 | 116....46 | 106....42 | 106....42 | 106....42 | 106....42 | 106....42 | 106....42 |

simplement par une différence de 8 jours dans la date du semis. La série 9 a été semée la dernière; elle permet d'apprécier l'ordre de grandeur extrême des variations dues à l'échelonnement des semis sur une période de 10 jours qu'il n'était matériellement pas possible d'écourter. Le pourcentage final de germination un peu plus faible que dans les séries 1 à 4 est la conséquence de ce semis légèrement tardif.

Le graphique I montre clairement l'analogie étroite des courbes 1, 2, 3, 4 et 9. Elles sont toutes rapidement ascendantes dès l'origine, puis deviennent progressivement horizontales. En milieu septique, la germination est donc rapide au début. Elle se ralentit peu à peu,

puis cesse à partir de la fin du mois de janvier. Le pourcentage final de germination est de 68 % au minimum (série 9, semée en dernier lieu). Il ne dépasse pas 85 % (série 1).

La stérilisation simultanée des graines et du sable, avec trempage des graines dans une délayure de fumier stérilisé pour se placer dans des conditions de milieu physique et chimique rigoureusement comparables aux précédentes (série 6 comparée aux séries 2, 3, 4 et 9), se répercute de façon très frappante sur la vitesse de germination et sur le pourcentage final des graines germées. La courbe 6 est, en effet, distincte du tout au tout des courbes 2, 3, 4 et 9, auxquelles elle doit être comparée. L'analyse détaillée des facteurs en présence doit nécessairement faire apparaître la cause d'une différence aussi marquée. Le sable, bien que beaucoup moins riche que la terre ou le terreau, renferme normalement des germes de bactéries et de champignons d'espèces saprophytes banales. Ces germes sont tués dans la série 6. La stérilisation du sable à l'autoclave ne peut pas apporter d'autres modifications importantes, puisque les graines germent aussi bien dans du terreau ordinaire (série B) que dans du terreau stérilisé (série C). Il n'est donc pas possible d'invoquer une action physique ou chimique de la chaleur sur le milieu. Si une telle action existait, elle devrait en effet se retrouver, beaucoup plus marquée, dans les essais sur terreau, car la chaleur est susceptible de modifier beaucoup plus profondément les caractères physiques et chimiques d'un substratum complexe (terreau) que ceux d'un substratum formé presque exclusivement de grains de silice. Or, les séries sur terreau sont toutes équivalentes.

La seule variable que l'on puisse faire intervenir est d'ordre biologique : c'est la teneur initiale du milieu en germes de micro-organismes. La corrélation entre cette teneur et la vitesse de germination est frappante.

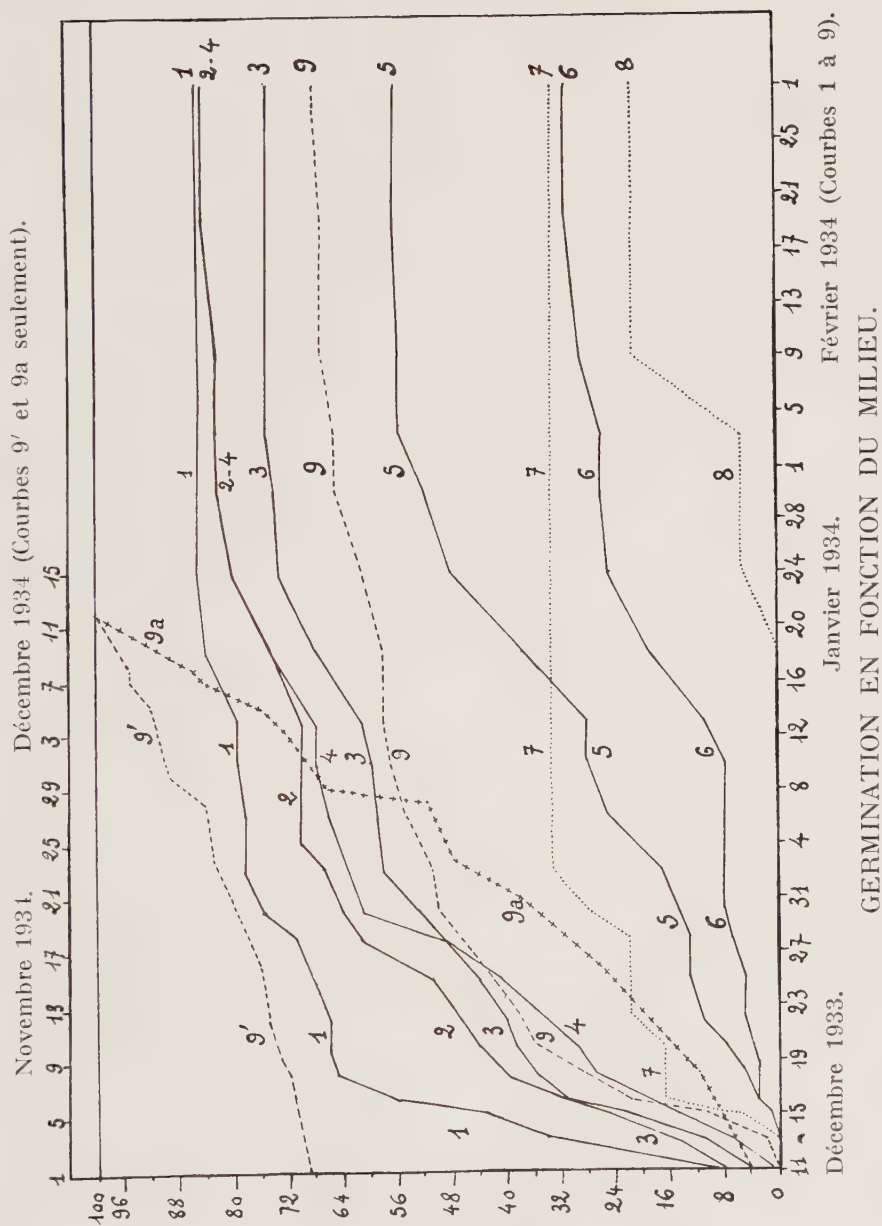
La germination échelonnée de quelques graines dans la série 6, loin d'infirmar cette interprétation, lui donne au contraire plus de poids. L'observation microscopique montre en effet que les graines qui germent ne sont pas aseptiques; la surface de leur albumen est envahie par un réseau mycélien très net. La stérilisation des graines n'étant jamais totale, ont donc tout d'abord germé celles qui avaient conservé, à l'abri de leurs sépales par ex., quelques spores vivantes de champignons. Puis, progressivement, de nouvelles graines ont été contaminées à partir de spores apportées par l'air et entraînées dans le sable par l'eau de pluie. Elles sont sans doute à l'origine des germinations de la deuxième quinzaine de janvier, relativement nombreuses.

Les différences accusées entre les séries 5 et 6 s'expliquent de la

même façon. La délayure de fumier a en effet apporté des germes de micro-organismes. La relation de cause à effet entre cet apport et la germination plus rapide et finalement plus élevée s'impose naturellement à l'esprit. Cet apport n'est pourtant pas suffisant pour permettre une germination normale (série 5, courbe 5, comparée à la série 4, courbe 4). Or, la délayure de fumier est riche en bactéries et pauvre en champignons. C'est un indice net que les micro-organismes qui interviennent doivent appartenir plutôt au second groupe qu'au premier. D'autres essais fournissent des indications du même ordre. C'est pourquoi les recherches *in vitro* ont presque exclusivement porté sur le rôle des champignons.

Avec le terreau, on se trouve en présence d'un milieu riche en humus et en débris végétaux plus ou moins décomposés. Ce milieu est très favorable au développement des micro-organismes. A l'air libre, le terreau stérilisé est donc rapidement contaminé. Il l'est d'autant plus vite que quelques graines apportent avec elles des germes vivants, malgré leur stérilisation au sublimé. De plus, par temps sec, des crevasses se forment dans le terreau, qui permettent la pénétration directe des germes apportés par l'air dans la couche superficielle où sont les graines. Il n'est donc pas surprenant que la germination se soit produite de la même façon dans les différentes séries (Tableau 7). Les courbes qui traduiraient les chiffres de ce tableau auraient la même allure générale que les courbes 2, 3 et 4 des séries dans du sable. Le pourcentage final de germination est seulement plus élevé en général dans le terreau que dans le sable. Il est de 81 au minimum (série D), il dépasse en général 90 et atteint 97 %.

Bien que n'ayant mis en jeu qu'un nombre de graines peu élevé (20 graines), les séries 7 et 8 donnent pourtant des résultats très précis qui rentrent très exactement dans le cadre de l'interprétation précédente. Dans la série 8 (courbe 8), en milieu aseptique, les germinations sont plus tardives que dans la série 6 et le pourcentage final est encore moins élevé. Après trempage dans une délayure de terre qui apporte des germes de micro-organismes, la germination est beaucoup plus rapide (série 7, courbe 7). Mais, très tôt, les germinations cessent, et le pourcentage final (33 %) reste bien inférieur à ce qu'il est dans des conditions de milieu similaires, avec des graines pourvues de leur parenchyme chlorophyllien (courbe 5 par ex.). Une telle différence ne peut être expliquée qu'en admettant l'utilité du parenchyme chlorophyllien mort. Il permet aux champignons d'acquérir un développement suffisant pour vaincre la résistance que leur offre le sclérenchyme. Cette hypothèse, qui s'impose par sa logique, cadre exactement avec les faits et forme un tout très cohérent avec les interprétations précédentes touchant le rôle des micro-organismes.





### ACTION DE CHAMPIGNONS IN VITRO

Pour obtenir *in vitro* la germination des graines du *Thesium humile* en présence d'espèces déterminées de champignons, on se heurte à un certain nombre de difficultés qu'il a fallu vaincre successivement.

En tube, sur coton humide, les graines intactes ne germent pas ou ne germent que de façon très irrégulière à la suite d'infections accidentelles ou artificielles par des moisissures banales. Il se forme à leur surface un feutrage très dense qui, sans doute, entrave la respiration de l'embryon et s'oppose à son développement, bien que le sclérenchyme soit envahi et qu'un réseau mycélien très régulier se forme sur l'albumen, qui résiste longtemps à ces espèces saprophytes.

Le 10 octobre 1934, 10 graines stérilisées sont immergées dans une suspension de spores d'*Alternaria tenuis* puis réparties une à une dans des tubes de culture à pomme de terre, sur coton humide. Elles se recouvrent toutes d'un feutrage noir très dense d'*Alternaria tenuis*, mais aucune ne germe.

Le 18 décembre 1934, une nouvelle série est réalisée avec des graines dont les sépales sont enlevés au scalpel. 4 sur 10 germent au cours du premier mois. Comme le simple enlèvement suffit déjà à permettre la germination de quelques graines, on voit que cet essai n'est pas démonstratif (voir Tableau 2, p. 29).

Pourtant, dans un troisième essai, les résultats sont nettement positifs.

50 graines à sépales enlevés au scalpel sont stérilisées au sublimé puis réparties 2 par 2 dans des tubes de culture, sur coton humide. Le 18 janvier 1935, sur 24 graines restées stériles, 4 ont germé et 20 non. Les 26 qui restent sont envahies par des moisissures diverses : 6 sont germées et 20 non germées. Mais, alors qu'aucune nouvelle graine aseptique ne germe après le 18 janvier 1935, on compte, fin janvier, 14 graines germées sur 26 dans le lot accidentellement contaminé. (En tenant compte de ce que les graines ont été réparties deux par deux, le calcul des probabilités indique qu'il y a eu à l'origine au moins 30 graines aseptiques (60 %) et au plus 20 (40 %) imparfaitement stérilisées par le sublimé.)

Mais, pour obtenir des résultats indiscutables, il a fallu réaliser des conditions de milieu très voisines de celles que les graines rencontrent dans le sol naturel ou dans le sable en pot. Des ballonnets spéciaux de 250 cc. ont été utilisés (Pl. XVIII, fig. 1). Leur col, très large, est pourvu à sa base d'un étranglement. Une mèche de lampe à alcool, dont l'extrémité inférieure trempe dans l'eau qui remplit à moitié le ballonnet, se termine au niveau de l'étranglement où elle est retenue par une bille de verre. Au-dessus, on place une couche de 3 à

4 cm. de sable de mer *grossier*, bien lavé. Le tout est stérilisé à l'autoclave. Les graines, stérilisées au sublimé, sont placées sur le sable près d'un fragment de gélose prélevé dans une culture pure d'un champignon en plein développement. On verse alors dans le ballon une couche de 1 cm. de sable grossier sec, stérilisé au four à flamber à 150° et on arrose avec un peu d'eau stérile. On réalise ainsi un milieu à humidité constante, qui ne permet pourtant pas un développement exubérant du champignon et que l'on peut aérer périodiquement. La tubulure latérale permet en effet de faire passer un courant d'air lent à travers le sable. Un manchon de papier noir autour du col donne enfin la certitude que les graines sont complètement à l'obscurité.

On peut aussi, plus simplement, utiliser des ballons ordinaires à tubulure latérale, dans lesquels, à la base du col, un collier de fil de fer, accroché au sommet, maintient la mèche sur l'extrémité effilochée de laquelle repose le sable.

Si l'on emploie du sable trop fin qui se tasse beaucoup, on n'obtient que des résultats partiels et irréguliers, aussi bien avec des graines non stérilisées (seules ou en présence d'un peu de terre ordinaire) qu'avec des graines stérilisées au sublimé et infectées avec un champignon déterminé.

TABLEAU 8

GERMINATION *IN VITRO* DANS DU SABLE FIN

| N° de l'essai | Etat des graines (20-11-34)                                    | Nombre  | Germées le<br>19-12-34 |
|---------------|----------------------------------------------------------------|---------|------------------------|
| 1.....        | Graines non stérilisées, sans terre.....                       | 10..... | 4                      |
| 2.....        | id..... id.....                                                | 10..... | 0                      |
| 3.....        | id..... avec terre.....                                        | 10..... | 3                      |
| 4.....        | id..... id.....                                                | 10..... | 0                      |
| 5.....        | Graines stérilisées, avec<br><i>Cladosporium herbarum</i> .... | 10..... | 0                      |
| 6.....        | id..... id.....                                                | 10..... | 1                      |
| 7.....        | id....., avec<br><i>Macrosporium commune</i> ....              | 10..... | 3                      |
| 8.....        | id..... id.....                                                | 10..... | 5                      |
| 9.....        | id....., avec<br><i>Alternaria tenuis</i> .....                | 10..... | 0                      |
| 10..          | id..... id.....                                                | 10..... | 7                      |

Dans les conditions optima, avec du sable grossier (ne passant pas à travers des mailles de 1<sup>mm</sup>5), et un renouvellement de l'air du ballon tous les huit jours, les résultats sont équivalents à ceux que l'on obtient dans le sable, en pot.

TABLEAU 8 bis

GERMINATION IN VITRO DANS DU SABLE GROSSIER

| N° de l'essai | Etat des graines (13-12-34)                            | Nombre  | Germées le<br>14-1-35 |
|---------------|--------------------------------------------------------|---------|-----------------------|
| 1..           | Graines stérilisées, avec <i>Alternaria tenuis</i> ... | 10..... | 9                     |
| 2.....        | .....id.....                                           | 10..... | 7                     |
| 3.....        | .....id.....                                           | 10..... | 8                     |

Les graines des trois séries montrent, à la surface de leur albumen, le même réseau mycélien que celles qui germent spontanément dans les champs ou dans le sable. Ensemencées sur gélose à l'avoine, les graines du ballon n° 1 fournissent l'*Alternaria tenuis* en culture pure. Celles des n°s 2 et 3 donnent des cultures du même champignon infectées par une bactérie immobile en bâtonnets qui n'a pas été identifiée. Elle n'a joué aucun rôle, puisque les résultats des trois séries sont équivalents.

Ces résultats prennent toute leur valeur si l'on indique à nouveau que les graines ne germent pas en milieu stérile. Il est difficile de réaliser, dans ces mêmes conditions de milieu, de nombreuses séries aseptiques. La stérilisation des graines n'est jamais absolue. Quelques-unes — 3 ou 4 par groupe de 10 — gardent toujours des germes vivants, bactéries ou champignons. Il est donc matériellement impossible de réaliser aseptiquement des séries de 5 ou 10 graines dans un même ballon. Si l'on tient en outre compte des risques d'infections accidentielles par les germes de l'air au moment où les graines, le sable et l'eau sont mis dans les ballons, on voit que les séries témoins sont difficiles à obtenir. Comme elles étaient rigoureusement nécessaires, l'essai suivant a été réalisé :

Le 17 janvier 1935, 17 ballons reçoivent chacun deux graines stérilisées au sublimé. Examinés le 18 février 1935, quatre, renfermant huit graines, sont restés stériles, d'après l'observation microscopique d'une des graines et la mise en culture de l'autre. Aucune de ces huit graines n'a germé. Les vingt-six graines des treize autres ballons sont par contre visiblement envahies par des champignons divers, certaines, en outre, par des bactéries. En culture, on obtient des espèces

saprophytes, notamment le *Penicillium glaucum*, l'*Alternaria tenuis* et une espèce qui paraît identique au *Strachybotrys lobulata*. Or, dans les ballons contaminés, on trouve soit deux graines germées sur deux, soit une sur deux, soit zéro sur deux. Au total, treize graines germées sur vingt-six. La plupart des graines germées ont un réseau mycélien sur leur albumen. Toutes montrent leurs téguments infiltrés de filaments mycéliens. La complexité de ces résultats n'enlève donc rien à leur force probante. Les cas nombreux d'infections accidentelles, que la structure même des graines du *Thesium humile* et la technique de ces essais rendent impossible à éviter, ont eux aussi leur valeur démonstrative.

Dans une autre série d'essais, quatre ballons reçoivent chacun cinq graines. Comme il fallait s'y attendre, aucun n'est resté stérile. Aussi, toutes les graines ont germé dans deux d'entre eux et trois sur cinq dans les deux autres. Au total, seize graines germées sur vingt. Les graines de deux des ballons ont donné en culture un *Plaeospora*. Du troisième, on a isolé un champignon qui n'a pas fructifié et du quatrième, à la fois un champignon et une bactérie, indéterminés l'un et l'autre.

Les tentatives pour réaliser, dans du sable, en ballon, des lots stériles de cinq graines pouvant servir de témoin sont restées infructueuses. A plus forte raison, les lots de dix graines artificiellement infectés avec un champignon défini ont dû être accidentellement envahis par une autre espèce. Effectivement, de la plupart des nombreuses séries réalisées, on a pu isoler, à la fin de l'essai, outre l'espèce inoculée, d'autres moisissures banales ou des bactéries. Mais le résultat cherché n'en est pas moins rigoureusement atteint, puisqu'il s'agissait de démontrer avant tout que les graines du *Thesium humile*, qui ne germent pas *in vitro* en milieu aseptique, germent lorsque, toutes choses égales d'ailleurs, des micro-organismes interviennent. Si les conclusions relatives à la nature de ces micro-organismes ne présentent pas, en principe, le même degré de certitude, il faut remarquer que, en fait, elles sont parfaitement fondées. En effet, l'espèce inoculée l'est sous la forme d'un fragment de culture en plein développement. Elle envahit par conséquent très vite des graines placées à son voisinage, tandis que les micro-organismes à l'état de spores, apportés par les graines conservées plusieurs mois à sec, se développent beaucoup plus lentement. La première a donc sur les seconds une avance qui lui permet de limiter leur croissance puisque, dans les cultures, les colonies de champignons d'espèces différentes restent en général distinctes. D'autre part, l'espèce inoculée est une moisissure banale. Les chances d'apport accidentel de spores de la même espèce sont réelles. Enfin, les séries non inoculées de deux ou de cinq graines par

ballon ont souvent été infectées par une seule espèce qui a été isolée en culture pure et déterminée. Elles constituent donc autant d'essais parfaitement valables. Ainsi, on est fondé à conclure que différentes espèces de moisissures banales, agissant seules, sont capables d'attaquer le sclérenchyme des graines du *Thesium humile* et d'en permettre la germination.

Les résultats les plus probants ont été obtenus avec l'*Alternaria tenuis*. Ils sont consignés dans le tableau 8<sup>bis</sup>. Comme cette espèce a, d'autre part, été isolée de séries non inoculées dans lesquelles les graines ont germé, son action est indéniable. Enfin, on l'obtient souvent en culture pure, à partir de l'albumen des graines qui germent dans la terre, le terreau ou le sable. Elle est donc, dans la nature, l'une de celles dont le rôle est certain.

Le *Plaeospora herbarum* (dont la forme conidienne est le *Macrosporium commune*) agit certainement aussi dans les mêmes conditions. Les résultats du tableau 8 sont assez probants. C'est l'une des espèces communément isolées des graines qui germent dans le sable, en pot.

Un *Plaeospora* non déterminé (ascospores de  $23-25 \times 10-11 \mu$ , pas de fructifications conidiennes en culture), a fait germer huit graines sur dix dans deux ballons où il s'est développé sans avoir été inoculé. Ses périthèces se rencontrent souvent à la surface même des graines qui germent dans le sable en pot. C'est donc très vraisemblablement aussi une espèce active.

L'intervention du *Cladosporium herbarum* est vraisemblable, mais ne ressort pas nettement des résultats des essais *in vitro* (Tableau 8). Dans un autre de ces essais, sept graines sur dix ont germé, mais on en a isolé, outre le *Cladosporium* inoculé, une autre espèce de champignon qui, faute de fructifications, n'a pu être déterminée.

Les mêmes remarques s'appliquent au *Rhizopus nigricans*, souvent isolé des graines qui germent dans le sable, en pot. *In vitro*, il a donné, dans un essai, trois germinations sur dix graines. La surface de l'albumen des graines, germées ou non germées, était parcourue par un réseau de filaments non cloisonnés appartenant certainement à cette *Mucoracée*, de nouveau isolée en culture pure à partir de ces graines. Elle peut donc traverser le sclérenchyme. Mais comme les graines utilisées avaient eu leurs sépales enlevés au scalpel, la germination de trois sur dix n'a pas de valeur démonstrative suffisante (voir le Tableau 2, p. 29).

Le *Penicillium glaucum*, le *Stachybotrys lobulata* ou une espèce voisine (spores brunes, verruqueuses, de  $9-10 \times 5-6 \mu$ ; stérigmates en massue de  $10-11 \times 5-6 \mu$ ) et un *Scolecotricum* qui n'a pu être rapporté à une espèce déterminée de ce genre, semblent être aussi des cham-

pignons dont l'action est suffisante, puisqu'ils se sont développés seuls dans des séries non inoculées dont les graines ont germé (deux sur deux ou une sur deux germées; graines pourvues de leurs sépales).

Quant aux bactéries, elles ne se sont développées que de façon très irrégulière dans l'ensemble de ces essais. Comme leur présence ou leur absence n'a pas influé sur les résultats, leur action est peu vraisemblable. On n'est naturellement pas fondé à conclure que, dans la nature, aucune espèce de bactérie n'est à elle seule capable d'assurer la corrosion biologique du sclérenchyme. Mais il semble bien que, dans cette attaque, les champignons doivent jouer le rôle essentiel.

Les essais en pot dans le sable ou le terreau, avec des graines stérilisées au sublimé, montrent que l'intervention d'espèces de micro-organismes excessivement communes (les seules qui puissent infecter les graines dans ces conditions), est suffisante pour faire germer les graines du *Thesium humile*. Les isollements en culture des champignons qui enveloppent d'un réseau la surface de l'albumen des graines qui germent dans les champs, isollements confirmés par les résultats des essais de germination *in vitro* en présence de ces mêmes espèces, établissent que le rôle essentiel est joué dans la nature par les champignons qui se développent communément dans les débris végétaux. Il était intéressant d'étudier parallèlement l'action de champignons spécifiquement lignicoles tels que les Polyporées. Ces champignons doivent en effet être capables de faire germer les graines du *Thesium humile*, puisqu'il s'agit de détruire un tissu lignifié : le sclérenchyme. Mais, comme ils ne font pas partie de la flore fongique habituelle des terres à céréales, ils n'ont pas, en fait, l'occasion d'intervenir. Plusieurs espèces de Polyporées ont donc été essayées (1).

Ces essais n'ont pu être faits en ballon, dans du sable, comme ceux réalisés à partir d'Hyphomycètes. En effet, le développement des Polyporées est beaucoup plus lent que celui des moisissures. Avec des lots de dix graines, on ne peut pas se mettre absolument à l'abri de ces dernières qui ont toujours pris le pas sur la Polyporée inoculée. Les germinations qui se sont produites (parfois dix graines sur dix), doivent donc leur être attribuées. Le réseau mycélien de la surface de l'albumen était en effet formé de gros filaments mycéliens cloisonnés d'Hyphomycètes et ce sont eux que l'on obtenait en culture pure, non la Polyporée utilisée. On a donc eu recours à la méthode suivante. On met de la gélose à l'avoine dans une boîte de Pétri dont on inocule le centre avec une culture pure de Polyporée. Lorsque la colonie qui en résulte, en plein développement, a 2 ou 3 cm. de dia-

---

(1) Les cultures pures de ces Polyporées m'ont été aimablement fournies par MM. ARNAUD et BARTHELET, que je suis heureux de remercier ici.

mètre, on répartit en cercle à sa périphérie, au contact même du mycélium, dix graines de *Thesium humile* stérilisées. En vingt-quatre ou quarante-huit heures, ces graines sont englobées dans la colonie. Aucun champignon étranger ne se développe dans ces conditions. Trois essais ont été faits, l'un avec *Polyporus igniarius*, agent de l'Esca de la Vigne, les autres avec *Polyporus ostreatus* et *Stereum purpureum*. L'une des graines de chaque série est examinée au bout de seize jours. A ce moment, le mycélium est abondant dans le parenchyme chlorophyllien, mais il n'a pas traversé le sclérenchyme. La surface de l'albumen en est encore dépourvue. Avec l'*Alternaria tenuis*, dans les mêmes conditions, un réseau mycélien circonscrit les cellules de l'albumen au bout de quatorze jours. Cet Hyphomycète est donc capable de traverser le sclérenchyme beaucoup plus vite que les Polyporées, espèces lignicoles par excellence pourtant.

Les neuf graines qui restent dans chaque série sont laissées en place. Aucune ne germe, les phénomènes d'inhibition (voir p. 63) entrant en jeu.

La gélose ne tarde pas à se dessécher, sans qu'aucun autre champignon ne se développe. Le 5 décembre 1934, soit plus de huit mois après le début de l'essai, les graines, sèches, sont placées trois par trois sur du coton humide. Le 26 décembre 1933, les germinations sont les suivantes :

*Polyporus igniarius* : 2 sur 9.

*Stereum purpureum* : 2 sur 9.

*Polyporus ostreatus* : 7 sur 9.

Si les résultats sont peu concluants avec les deux premières espèces, il n'en est pas de même avec le *Polyporus ostreatus*. Comme aucun autre champignon étranger n'est intervenu à titre secondaire, la germination résulte sans aucun doute de l'attaque lente du sclérenchyme par le *Polyporus ostreatus*. Le sclérenchyme corrodé, les graines ont pu germer sur coton humide, l'état d'inhibition de l'embryon ayant cessé au cours de l'été.

Parmi les bactéries capables de dissocier rapidement les tissus végétaux figurent les espèces qui interviennent dans le rouissage. Ces micro-organismes agissent de façon spécifique sur le ciment intercellulaire de pectate de chaux. Une espèce particulièrement active, isolée par KAYSER et cultivée par les E<sup>ts</sup> BOULARD qui en ont mis gracieusement des cultures pures à ma disposition, a été essayée à plusieurs reprises. En ballon, dans du sable, un essai sur cinq graines a donné trois germinations, mais un champignon est intervenu simultanément. Un deuxième essai où seul le « Bacille Kayser n° 6 » s'est

développé, a donné deux germinations sur quatre graines. Mais ce seul résultat n'est pas démonstratif, car il s'agissait de graines à sépales enlevés au scalpel dont quelques-unes sont capables de germer spontanément. D'autres essais effectués de façon différente ont donné des résultats négatifs. Les graines stérilisées avaient été immergées pendant deux à quatre jours dans une culture jeune de « Bacille Kayser n° 6 » sur bouillon de carotte, puis ensuite mises sur coton humide en tube. Aucune ne germa et, d'ailleurs, le sclérenchyme était en apparence resté intact. Les graines ainsi traitées sont aussi résistantes à l'écrasement que des graines ordinaires. Malgré leur action bien connue sur le ciment intercellulaire, les bactéries du rouissage ne semblent donc pas capables de dissocier les cellules du sclérenchyme des graines du *Thesium humile* au point d'en permettre la germination.

#### SCLERENCHYME ET EAU

Le sclérenchyme, au même titre d'ailleurs que le parenchyme chlorophyllien, est perméable à l'eau. En quarante-huit heures, des graines entières absorbent 42 à 45 % de leur poids d'eau (Tableau 1, page 26), partie dans leurs téguments, partie dans leur amande. A dater de ce moment, le poids des graines reste constant, l'absorption d'eau cesse. L'analyse des forces en présence permet de traduire par une formule l'état d'équilibre qui est ainsi réalisé. On peut supposer, pour simplifier cette formule, que l'eau dans laquelle trempent les graines est de l'eau pure. Sinon, il faut faire intervenir dans le calcul la valeur de la pression osmotique de cette eau qui est, en fait, une solution très diluée.

Dans la graine sèche, l'amande ne remplit pas exactement la coque de sclérenchyme. Mais, après quarante-huit heures au moins de séjour dans l'eau, l'amande s'est gonflée et exerce sur la coque de sclérenchyme une pression qui distend légèrement cette coque. Par voie de réaction, le sclérenchyme, en vertu de son élasticité, tend à reprendre son volume initial et exerce sur l'amande une force de compression de même valeur (G), mais de sens contraire, dirigée par conséquent de l'extérieur vers l'intérieur. Cette compression se transmet également dans toute l'amande, tissu suffisamment plastique. Elle s'oppose au gonflement de cette dernière, c'est-à-dire au gonflement de chacune de ses cellules considérées individuellement, et par conséquent à l'absorption de l'eau par ces cellules.

Soit une cellule quelconque de l'amande d'une graine dans l'eau (supposée pure) depuis au moins quarante-huit heures. La force qui tend à faire pénétrer l'eau dans cette cellule est mesurée par la valeur à ce moment de la pression osmotique P de son suc cellulaire. Les

forces qui s'opposent à l'entrée de l'eau sont : 1° la réaction élastique de la paroi cellulaire mesurée par la turgescence T de cette cellule; 2° la réaction élastique du sclérenchyme G indiquée précédemment.

Puisque la graine n'absorbe ni ne perd plus d'eau, l'équilibre entre ces deux groupes de force est réalisé dans chaque cellule. Donc  $P = T + G$  (en valeur absolue), d'où  $G = P - T$ .

La pression G que l'amande exerce sur la coque de sclérenchyme (on peut la désigner sous le nom de force de gonflement de l'amande) est donc égale à la différence entre la pression osmotique et la turgescence d'une cellule quelconque de l'amande.

Pendant les quarante-huit premières heures de son séjour dans l'eau, tant que l'absorption de l'eau n'est pas terminée, cette égalité n'est pas satisfaite. Les phénomènes diastatiques de solubilisation des réserves n'intervenant pas (voir p. 54), la valeur de la pression osmotique diminue au fur et à mesure que la cellule absorbe de l'eau. La turgescence augmente par contre, puisque la paroi cellulosique est de plus en plus tendue. Il en est de même de la pression que l'amande exerce sur le sclérenchyme, puisque le volume total de l'amande augmente. Si  $P'$ ,  $T'$  et  $G'$  sont les valeurs respectives de ces trois forces avant que l'absorption de l'eau ne soit terminée, on a

$$P' > P \quad T' < T \quad G' < G \quad \text{donc, nécessairement,} \quad P' > T' + G'$$

Cette inégalité persiste tant que l'absorption d'eau se poursuit. Elle implique en effet la pénétration de l'eau dans la cellule, puisque la force  $P'$  qui agit sur cette pénétration est supérieure à la somme des forces antagonistes.

Si le sclérenchyme n'existait pas, l'amande pourrait se gonfler librement, l'absorption de l'eau par chaque cellule cessant lorsque la turgescence devient égale à la pression osmotique du suc cellulaire (condition d'équilibre osmotique d'une cellule vivante dans l'eau pure). Donc, dans l'amande du *Thesium humile* supposée nue ( $G = 0$ ), chaque cellule absorberait de l'eau jusqu'à ce que l'on ait :  $P_n = T_n$ .

Dans la graine intacte, on avait :

$$P - T = G \quad G > 0 ; \text{ donc } P - T > 0 \quad P > T$$

La quantité absolue de substances dissoutes que renferme une cellule donnée étant fixe (voir p. 54), le passage de l'inégalité  $P > T$  à l'égalité  $P_n = T_n$  ne peut se faire que par une absorption d'eau supplémentaire qui fait diminuer la valeur de la pression osmotique du suc cellulaire et augmenter celle de la turgescence. Donc

$$P_n < P \quad \text{et} \quad T_n > T$$

Ces conditions théoriques établissent donc que l'amande enveloppée par le sclérenchyme absorbe moins d'eau que si elle était nue. La simple logique permet d'ailleurs d'arriver à la même conclusion. Il est en effet accessible au simple bon sens que la résistance opposée par la coque au gonflement de l'amande ne peut avoir d'autre effet. Mais l'analyse précise des forces en présence est nécessaire pour tirer de ce phénomène toutes ses conséquences biologiques.

Il n'est pas possible de vérifier cette conclusion en déterminant par pesée la teneur en eau de l'amande d'une graine entière de *Thesium humile* et celle d'une amande nue, après séjour dans l'eau jusqu'à poids constant. Les graines sont trop petites pour qu'on puisse les décortiquer sans blesser profondément l'amande et la détermination exacte de la teneur en eau de l'amande des graines entières se heurte à une impossibilité matérielle (voir p. 27). Mais le raisonnement s'applique indistinctement à toutes les graines dont l'amande est enveloppée par une coque résistante. La vérification en a donc été faite avec des noyaux d'olive.

Les olives, récoltées le même jour sur le même arbre, sont dépulpées et les noyaux mis à sécher à l'air libre. Chaque noyau est pesé individuellement, pour ne pas utiliser ceux dont l'amande est avortée et qui fausseraient complètement les pesées, parce qu'ils se remplissent très lentement d'eau par capillarité.

TABLEAU 9

ABSORPTION DE L'EAU PAR DES GRAINES D'OLIVIERS

(Lots de 10 graines)

|                              | Noyaux entiers   |       | Amande nue       |       |
|------------------------------|------------------|-------|------------------|-------|
|                              | Poids en grammes |       | Poids en grammes |       |
| Poids initial.....           | 4,427            |       | 0,696            |       |
| Poids après 4 jours.....     | 4,868            |       | 0,842            |       |
| — 6.....                     | 4,930            |       | 0,857            |       |
| — 8.....                     | 4,963            |       | 0,868            |       |
| — 10.....                    | 4,985            |       | 0,872            |       |
| — 12.....                    | 4,968            |       | 0,880            |       |
| — 14.....                    | 4,993            |       | 0,887            |       |
| — 16.....                    | 4,986            |       | 0,898            |       |
|                              |                  |       |                  |       |
|                              | Amande           | Coque | Perte            |       |
| Poids final.....             | 0,885            | 4,040 | 0,061            | 0,898 |
| — sec.....                   | 0,519            | 3,089 |                  | 0,481 |
| Eau.....                     | 0,366            | 0,951 |                  | 0,417 |
| Eau p. 100 du poids sec..... | 70,5             | 30,8  |                  | 86,7  |

Le poids des noyaux entiers a atteint son maximum le dixième jour. Les variations de poids des pesées suivantes sont dues à un essorage plus ou moins complet de la surface des noyaux sur papier buvard. Elles se produisent tantôt dans un sens et tantôt dans l'autre. Le seizième jour on retrouve le poids du dixième.

Le poids des amandes nues s'est accru très vite au cours des quatre premiers jours, puis il a progressé de façon régulière et il augmentait encore le seizième jour. Ces amandes s'acheminaient vers la germination. Les téguments bruns de la graine avaient déjà éclaté, laissant apparaître la surface de l'albumen.

Le seizième jour, les noyaux entiers sont cassés et on pèse séparément l'amande et la coque. Le poids total de ces deux parties accuse une perte de 61 mmgr. par rapport au poids des noyaux entiers. Cette perte n'intéresse à peu près que la coque. L'amande, retirée intacte, laissée à l'air pendant dix minutes, temps qu'il a fallu pour casser les noyaux, n'a perdu que 3 mmgr. par évaporation. La coque au contraire a perdu 9 mmgr. dans le même temps. De plus, les noyaux ont été cassés en les serrant dans un petit étau à main; la coque laisse un peu d'eau sur les mâchoires de l'étau. L'amande au contraire n'est touchée qu'avec des pinces. La détermination de son poids présente donc toute garantie.

Quant au poids des amandes nues, il était obtenu avec précision, après essorage superficiel au papier buvard. Deux pesées consécutives, avec immersion dans l'eau entre les deux, donnaient le même poids à 1 mmgr. près.

Les chiffres relatifs à la teneur en eau des amandes de noyaux entiers et à celle des amandes nues sont donc précis et ils fournissent une vérification très exacte des considérations théoriques qui ont motivé ces essais. Après dix jours, l'amande des noyaux intacts renferme 70,5 % de son poids d'eau et n'en absorbe plus, alors que l'amande nue en renferme déjà 81,2 % et continue à se gonfler lentement. Sa teneur est de 86,7 % le seizième jour et elle n'est pas encore stabilisée. La présence de la coque a donc bien limité l'absorption de l'eau par l'amande.

Cette influence de la coque est la seule qui puisse s'opposer à la germination des graines du *Thesium humile* à sclérenchyme intact. On ne peut pas en effet invoquer une perméabilité insuffisante du sclérenchyme à l'oxygène ou au gaz carbonique. L'intervention de micro-organismes, loin de faciliter la respiration de l'embryon, est en effet plutôt de nature à l'entraver, le champignon prenant pour lui l'oxygène et rejetant du gaz carbonique. D'ailleurs, sur coton humide, dans un ballon où l'on a fait passer un courant d'oxygène, les graines intactes ne germent pas.

On ne peut pas non plus invoquer la présence de substances telles que l'aldéhyde éthylique qui s'opposeraient au développement de l'embryon (MAZÉ, 98<sup>bis</sup>). Les phénomènes d'inhibition dus à ces substances, très nets dans le cas des graines du *Thesium humile* (voir p. 63), sont tout à fait indépendants de l'état des téguments. Une graine en état d'inhibition ne germe pas, même après section du sclérenchyme. A l'inverse des faits établis par MAZÉ pour le Maïs, les champignons qui attaquent les téguments du *Thesium humile* ne détruisent pas les substances inhibitrices. Action du sclérenchyme sur la germination et influence de substances inhibitrices sur l'embryon sont deux phénomènes distincts, mais qui peuvent être concomitants.

Le sclérenchyme, en limitant l'absorption de l'eau, joue au contraire un rôle dont l'importance physiologique est facile à concevoir. En effet, la formule générale  $G = P - T$  peut être appliquée à n'importe quelle cellule de l'amande. Or, il est évident que le suc cellulaire n'a pas la même composition dans toutes les cellules; les cellules de l'embryon diffèrent sûrement à ce point de vue des cellules de l'albumen. Soit  $P_a$  et  $T_a$ ,  $P_e$  et  $T_e$  la pression osmotique et la turgescence d'une cellule déterminée de l'albumen et d'une cellule déterminée de l'écorce, on a :

$$P_a - T_a = P_e - T_e = G$$

La quantité d'eau absorbée par une cellule est donc d'autant plus faible que son suc cellulaire est plus pauvre en sels solubles. L'eau absorbée par l'amande ne se répartit donc pas de façon régulière entre les différentes cellules. Elle ne se répartit pas même proportionnellement à la pression osmotique de chaque cellule. En effet, si par exemple  $P_e = G$ , on a  $T_e = 0$ . La cellule correspondante absorbera juste assez d'eau pour que son protoplasme remplisse exactement la cavité cellulaire; elle sera à la limite entre la turgescence et la plasmolyse, état incompatible avec une évolution normale des processus physiologiques.

En fait, dans les graines de *Thesium humile* à sclérenchyme intact, placées en milieu humide, les phénomènes distasiques de solubilisation des réserves ne se produisent pas. Deux faits le prouvent :

1° Le poids des graines reste constant. Si des phénomènes de solubilisation se produisaient, la pression osmotique des cellules de l'amande augmenterait. L'égalité  $P = T + G$  se transformerait en inégalité  $P' > T + G$  qui amènerait un nouvel état d'équilibre :

$$P' = T' + G' \quad T' > T \quad G' > G$$

L'amande devrait donc absorber de l'eau. Comme son poids reste constant, il s'ensuit nécessairement que la pression osmotique du suc cellulaire ne change pas;

2° Les graines dont le sclérenchyme n'est sectionné qu'après six jours de séjour sur coton humide germent avec un décalage de même durée par rapport aux graines sectionnées le jour même où on les met sur coton humide.

**TABLEAU 10**

**INFLUENCE DE L'ÉPOQUE DE LA SECTION DU SCLÉRENCHYME**

(15 graines mises sur coton humide le 4-1-35)

(Température 10-12°)

| <i>Germées après</i> | <i>Coupées le 4-1-35</i> | <i>Coupées le 10-1-35</i> |
|----------------------|--------------------------|---------------------------|
| —                    | —                        | —                         |
| 12 jours.....        | 4.....                   | 1                         |
| 14 ».....            | 11.....                  | 2                         |
| 16 ».....            | 14.....                  | 6                         |
| 18 ».....            | 15.....                  | 9                         |
| 22 ».....            | —.....                   | 11                        |
| 26 ».....            | —.....                   | 14                        |

Les graines du deuxième lot germent de façon plus échelonnée que celles du premier lot et le retard de six jours dans l'époque du sectionnement se retrouve dans l'époque de la germination. Les irrégularités s'expliquent par des degrés dans la résistance du sclérenchyme et par l'intervention, plus ou moins rapide suivant les graines, des phénomènes d'inhibition. Pris dans leur ensemble, ces résultats montrent que, tant que le sclérenchyme est intact, les phénomènes initiaux de la germination ne se déclenchent pas.

D'ailleurs, si la solubilisation des réserves se produisait dans les graines à sclérenchyme intact, la pression osmotique acquerrait bientôt des valeurs élevées, de l'ordre de grandeur de celles déterminées par MAQUENNE (37-92) pour des graines en cours de germination (plusieurs atmosphères). La valeur de la turgescence est fonction de la distension de la paroi cellulaire, donc du volume que peut acquérir la cellule. Toute augmentation de la valeur de P ne pouvant en fait se traduire par une augmentation sensible du volume total de l'amande emprisonnée dans une coque d'élasticité très réduite, détermine une augmentation du même ordre de la valeur de G. La formule  $P=T+G$  devient  $P_1=T+G_1$ , les variations de la valeur de T étant très limitées et par conséquent négligeables. Donc  $P_1 - P = G_1 - G$ .

La force de gonflement de l'albumen augmenterait ainsi dans de fortes proportions et deviendrait bientôt supérieure à la résistance à l'éclatement  $R$  d'une coque de sclérenchyme de  $175\ \mu$  d'épaisseur. On aurait donc :  $G_1 > R$ . Le sclérenchyme éclaté, on se retrouverait alors dans le cas d'une graine nue.

La valeur initiale de  $G$  ou force de gonflement de l'albumen ne peut être expérimentalement déterminée. Mais elle est nécessairement faible et par conséquent bien inférieure à  $R$ . En effet :  $G = P - T$ . La pression osmotique  $P$  d'une cellule quelconque de l'albumen ou de l'embryon, *avant tout phénomène de solubilisation des réserves*, ne peut être élevée et elle doit être, en outre, diminuée de la valeur de la turgescence de la même cellule.

De même, dans la graine presque mûre qui reçoit encore de l'eau de la plante qui la porte, l'amande, dont les cellules sont turgescents, doit exercer sur ses enveloppes une force comparable à  $G$ , par sa nature et par son intensité. Cette force ne fait naturellement pas éclater le sclérenchyme.

Il reste donc en définitive que, dans une graine de *Thesium humile*, la coque de sclérenchyme doit empêcher au moins certains tissus de l'amande d'absorber assez d'eau pour que les phénomènes diastasiques de solubilisation des réserves puissent se produire. Il n'est pas possible de démontrer directement le bien fondé de cette interprétation en opérant avec les graines du *Thesium humile*. Mais elle cadre seule avec un ensemble de faits d'observation ou de résultats expérimentaux qui, par leur variété, valent une preuve directe.

Mathématiquement, tout se ramène à deux formules :

$$G = P - T \quad \text{et} \quad G < R$$

Pour que les graines germent, il faut donc et il suffit — tous les autres facteurs nécessaires étant simultanément réalisés — d'augmenter la valeur de  $G$  ou de diminuer celle de  $R$  jusqu'à ce que l'on ait :  $G > R$ .

Effectivement, toutes les interventions qui font germer les graines agissent sur l'un ou l'autre des facteurs de ces deux inégalités.

Les lésions mécaniques des téguments, piqûres ou sections diverses, diminuent naturellement la valeur de  $R$ . Il en est de même de la corrosion du sclérenchyme par des substances chimiques, acide chromique notamment. Enfin, l'attaque biologique du sclérenchyme par des champignons diminue aussi la valeur de  $R$ . Les espèces qui interviennent dans la nature sont bien connues pour leur action sur les

débris végétaux (133, 140, 141). Le simple cheminement du mycélium entre les cellules du sclérenchyme implique d'ailleurs une dissociation de ces cellules et par conséquent une diminution de la cohésion de ce tissu. En raison de leur constitution anatomique particulière, les bandes suivant lesquelles se produit l'éclatement du sclérenchyme peuvent faciliter le passage des filaments mycéliens, bien qu'une telle localisation n'ait pu être mise en évidence.

Les Polyporées lignicoles qui détruisent la lignine diminuent à plus forte raison encore la résistance du sclérenchyme.

En fait, cette diminution de la résistance mécanique des téguments est perceptible chez les graines qui, après trois semaines de séjour dans le sable, en pot, sont envahies par des champignons et prêtes à germer. Ces graines s'écrasent plus facilement que des graines ordinaires qui n'ont pas été soumises à l'action de micro-organismes. Il n'est en particulier pas possible, sans les écraser, d'en enlever le parenchyme chlorophyllien par frottement sur du papier d'émeri.

Au lieu d'agir sur la valeur R, on pourrait essayer d'augmenter G.

$$G = P - T.$$

La valeur de T ne peut être modifiée qu'en agissant sur le volume que peut occuper l'amande ou en modifiant les propriétés mécaniques de la membrane cellulosique de toutes les cellules de l'amande. Ces deux moyens sont pratiquement irréalisables. On ne peut donc penser modifier G qu'en agissant sur la valeur de P.

Il n'est pas possible de solubiliser les réserves de l'albumen en faisant agir des diastases protéolytiques. Les diastases ne traversent pas les membranes cytoplasmiques, si bien que les graines du *Thesium humile* traversent sans dommages le tube digestif du mouton. Il n'est donc pas surprenant que le séjour des graines dans du suc gastrique ou dans un extrait de graines germées de *Thesium humile* ne permette pas la germination de graines à sclérenchyme intact.

1° Des graines de *Thesium humile* stérilisées au sublimé sont immergées dans la « Dyspeptine Hepp » (suc gastrique pharmaceutique) pendant 2 et 4 jours à 20-22° et pendant 4 et 6 jours à 13-14°. On les met ensuite sur coton humide. Aucune ne germe, bien qu'elles soient visiblement toutes en bon état.

2° On prend un grand nombre de graines germées du *Thesium humile*. La radicule des unes est à peine visible. Les plus avancées ont encore le sommet de leurs feuilles cotylédonaire engagé dans l'albumen. Ces graines sont décortiquées et leurs amandes (albumen et feuilles cotylédonaire) broyées au mortier avec du sable fin. On ajoute une petite quantité d'eau et on filtre.

Des graines stérilisées sont immergées 3, 4 ou 5 jours dans ce suc où sont les diastases capables d'agir sur les réserves de l'albumen. Elles sont ensuite mises sur coton humide. Aucune ne germe.

Mais la lumière a une action défavorable sur la germination des graines du *Thesium humile* (voir p. 69). Elle ralentit la germination, permettant ainsi l'entrée en jeu des phénomènes d'inhibition, si bien qu'une certaine proportion de graines à sclérenchyme sectionné ne germe pas. Dans de très nombreux essais effectués à la lumière diffuse, en décembre 1932 et janvier 1933, le pourcentage des graines germées a oscillé entre 57 et 75 %. Par une section au rasoir, on enlève une calotte de sclérenchyme plus ou moins grande. Dès que cette section coupe le sommet de la radicule, l'embryon est chassé plus ou moins par l'albumen et, en vingt-quatre heures, fait saillie d'une fraction de millimètre. Les graines présentant cette particularité germent toutes. Ce résultat ne peut pas être attribué à la blessure de la radicule (voir p. 31). Par contre, la résistance mécanique des téguments paraît être en cause. En effet, sa valeur est d'autant plus petite que la calotte de sclérenchyme enlevée par la section est plus grande. Donc, à la lumière, les graines germent d'autant mieux que la valeur de R est plus faible. Comme on admet que la lumière entrave la solubilisation des réserves, en raison de son action nocive sur les phénomènes diastasiques, son intervention se traduit par une diminution de la valeur de P et par conséquent de celle de G. Pour que la graine germe, il faudra que R soit d'autant plus faible que G est lui-même plus affecté par la lumière. Les relations entre les valeurs de G et de R permettent donc de fournir une explication satisfaisante de ce résultat expérimental, sans faire intervenir de nouvelles hypothèses.

#### GRAINES A ENVELOPPES RESISTANTES

Les graines du *Thesium humile* constituent donc un exemple très précis de graines dans lesquelles la résistance mécanique des enveloppes, en limitant l'absorption de l'eau, s'oppose à la germination.

Beaucoup de graines (fruits ou graines proprement dites) sont entourées par des enveloppes qui doivent opposer au gonflement de l'amarande une résistance mécanique au moins égale, souvent bien supérieure, à celle du sclérenchyme des akènes du *Thesium humile* (175  $\mu$  d'épaisseur). On sait en effet depuis longtemps que ces enveloppes entravent plus ou moins la germination. Leur rôle a été attribué, tantôt à l'obstacle mécanique qu'elles constituent en s'opposant matériellement à la sortie de l'embryon, tantôt à leur insuffisante perméabilité à l'oxygène ou au gaz carbonique. En l'absence d'une étude

expérimentale précise entreprise à la lumière des faits mis en évidence par l'étude de la germination des graines du *Thesium humile*, il n'est pas permis de conclure que le rôle des téguments doive être le même dans tous les cas. Mais les analogies dans le comportement de toutes ces graines méritent pourtant d'être soulignées.

SCHRIBAU et NANOT, dès 1882, indiquent que l'épaisseur et la résistance des téguments de certaines graines sont parfois considérables et qu'il faut venir en aide à la nature en cassant les noyaux que l'on veut semer ou, tout simplement, en diminuant leur épaisseur sur une pierre de grès (123). Les ouvrages d'horticulture donnent souvent des conseils similaires. CHAUVAUD (29) a montré en 1894 que les graines du *Vitis vinifera* germent en dix jours lorsque, en décortiquant la pointe de leur bec, on supprime l'obstacle qui s'oppose à la sortie de l'embryon. Dans la nature, leur germination demande un mois. Il y a là un parallélisme à noter avec le cas des grains du *Thesium humile*. Les noyaux d'olive se comportent de même (RUBY) <sup>(1)</sup>. Dans des essais effectués à Tunis, les amandes d'Olivier décortiquées germent dans le sable en un mois, alors que la germination des noyaux entiers demande en général un an. Les graines de l'*Osyris alba* décortiquées germent aussi en une dizaine de jours, sur coton humide ou dans du sable, alors que leur germination est normalement très capricieuse. REYCHLER (118) insiste sur le même fait à propos des noyaux de Pêcher qui, après dégagement mécanique de l'embryon, germent en huit jours, alors qu'il faut de 120 à 150 jours pour des noyaux intacts.

L'influence que la résistance mécanique des téguments exerce sur la germination a été aussi établie par CROCKER et DAVIS pour les graines d'*Alisma plantago* et par HART pour celles de *Peltandra virginica* et *Celastrus scandens* (129<sup>bis</sup>).

Mais, si l'existence des graines à téguments coriaces est clairement établie depuis longtemps, la répercussion de cette résistance sur l'absorption de l'eau et le mécanisme de la germination de ces graines dans la nature ne semble pas avoir donné lieu à des investigations précises. Le Traité de Botanique de HOLMAN et ROBBINS (72) mentionne pourtant que « l'exposition de telles semences au gel et au dégel et l'action des organismes du sol amollissent progressivement les enveloppes et rendent leur germination possible ». Mais cette phrase semble traduire une vue logique de l'esprit plutôt que des résultats définis expérimentalement. L'étude de la germination des graines du *Thesium humile* constitue donc le premier exemple précis et rigoureusement établi de l'action nécessaire des micro-organismes du sol sur les

---

(1) RUBY (J.) — Recherches morphologiques et biologiques sur l'Olivier, Thèse, 286 p., 86 fig., Paris 1918.

téguments des graines. De simples variations de température ne sont pas suffisantes. Il est vraisemblable qu'il s'agit d'un phénomène à portée assez générale. Des observations préliminaires ont montré en effet que la coque des noyaux d'olive prêts à germer est infiltrée de filaments mycéliens que l'on retrouve jusque dans les téguments propres de la graine. La corrosion biologique de cette coque est donc indéniable. Elle est certainement la condition *sine qua non* de la germination.

A côté des graines à la germination de laquelle la résistance mécanique des téguments fait obstacle, il en existe beaucoup d'autres dans lesquelles les téguments jouent un rôle important que l'on interprète d'une façon toute différente. Ce sont, comme les précédentes, des graines à téguments perméables à l'eau dont la germination est rendue possible ou est seulement favorisée par des lésions mécaniques ou par la corrosion chimique de ces téguments. Elles ont été l'objet de nombreuses recherches, et récemment AXENTJEV (1) a consacré à beaucoup d'entre elles un travail important plein de données expérimentales. Pour cet auteur, l'action des téguments réside dans l'obstacle qu'ils opposent au passage de l'oxygène. D'autres expérimentateurs (SPEATH, 129<sup>bis</sup>, donne une analyse succincte de la question) font intervenir l'accumulation du gaz carbonique dans la graine, sa diffusion à l'extérieur étant ralentie par les téguments. Cet obstacle que les téguments opposent au passage des gaz ne peut être invoqué pour les graines du *Thesium humile* (voir p. 53). Pourtant, beaucoup de graines des autres espèces réagissent à la lumière de la même façon que celles du *Thesium humile* et présentent avec ces dernières des analogies multiples et étroites. Enfin, les résultats expérimentaux obtenus par AXENTJEV (1), que cet auteur explique en faisant intervenir les besoins de l'embryon en oxygène, peuvent être interprétés en partant de l'hypothèse que, comme pour les graines du *Thesium humile*, les téguments limitent l'absorption de l'eau par l'amande au-dessous du minimum nécessaire à la germination. Cette hypothèse se traduit par les deux relations mathématiques simples précédemment établies :  $G = P - T$  et  $G < R$ .

L'attaque mécanique ou chimique des téguments, en diminuant la valeur de  $R$ , permet donc la germination. Quant à la lumière, elle agit sur la valeur de  $P$  et modifie ainsi celle de  $G$ . Sans influencer sur  $R$ , elle modifie nécessairement les valeurs relatives de  $G$  et de  $R$  aussi sûrement qu'elle intervient sur les besoins des graines en oxygène, processus seul retenu par AXENTJEV.

Enfin, la valeur de  $P$ , donc celle de  $G$ , est modifiée certainement aussi par la teneur en oxygène de l'atmosphère. Si  $G$  devient ainsi plus grand que  $R$ , la graine germe. Sinon, elle ne germe pas mieux

dans l'oxygène que dans l'air, et c'est ce qui se produit avec les graines du *Thesium humile*. Rien ne permet donc de rejeter l'hypothèse précédente dont l'application serait ainsi très vaste; elle mérite dans ces conditions de devenir une hypothèse de travail susceptible de guider de nouvelles recherches.

On peut dans tous les cas admettre dès à présent que, partout où la résistance des téguments constitue un obstacle à la germination, les micro-organismes saprophytes du sol doivent intervenir de la même manière que dans l'évolution des graines du *Thesium humile*. On entrevoit ainsi que la pulpe des drupes peut jouer un rôle biologique imprévu, en servant de premier aliment aux champignons qui ne pourraient pénétrer d'emblée dans le sclérenchyme (24). Dans les graines du *Thesium humile*, ce rôle est dévolu au parenchyme chlorophyllien, qui, au point de vue morphologique, équivaut à la pulpe des drupes des autres Santalacées (voir p. 42 et courbes 7 et 8 du Graphique I, page 42). Toute matière organique peut d'ailleurs remplacer à ce point de vue le parenchyme chlorophyllien, dont la présence est utile, mais non indispensable. Ainsi, les graines germent un peu mieux dans le terreau que dans le sable.

Quant aux graines à téguments imperméables que l'on qualifie de « graines dures », elles ont des téguments qui résistent aux champignons attaquant le sclérenchyme des graines du *Thesium humile*. Des graines de *Medicago ciliaris*, par exemple, sont restées « dures » après avoir séjourné plusieurs mois dans une culture très vigoureuse d'*Alternaria tenuis* sur milieu gélosé. Des variations brusques de température semblent par contre capables de provoquer la formation dans les téguments de fêlures microscopiques par où passera l'eau. Des phénomènes physiques plutôt que biologiques permettraient donc leur germination *in vivo*.

## VIE LATENTE DES GRAINES

### INHIBITION PRIMAIRE

Les graines du *Thesium humile* sont des « graines fraîches » dont la maturité physiologique n'est atteinte qu'un certain temps après la maturité apparente. Au moment où elles se détachent de la plante, elles sont en état d'inhibition primaire.

Des graines sont récoltées le 5 mai 1934 sur des plantes encore vertes. Elles sont toutes en bon état apparent. Séchées au soleil pendant 4 jours, elles sont stérilisées, puis placées sur du coton ou dans du sable humides, à la température de 18°, après section de la calotte stylaire. Aucune ne germe. Dans les mêmes conditions, des graines récoltées l'année précédente germent à 100 % en 10 jours.

Le temps pendant lequel des graines morphologiquement mûres restent incapables de germer n'a pas été déterminé avec précision. Il n'excède pas cinq mois. Que les graines passent l'été en flacon à la température du laboratoire ou qu'elles restent dans les champs, elles sont toutes susceptibles de germer à partir du mois de novembre, dès que la température est devenue favorable. La faculté germinative des graines employées dans l'essai précédent était en effet de 100 % au mois de novembre 1934.

#### DUREE DE CONSERVATION

Plusieurs auteurs, dont HEINRICHER (55, 58), ont supposé que les graines de *Thesium*, sèches, conservées en flacon, perdaient rapidement leur faculté germinative. Il n'en est rien avec les graines du *Thesium humile* qui, au laboratoire, peuvent se conserver au moins trois ans.

Au mois de décembre 1934, dans des conditions identiques (graines stérilisées, à téguments sectionnés au rasoir, mises sur coton humide à la température de 16°), la faculté germinative de graines d'âges différents, est la suivante :

|                                    |       |
|------------------------------------|-------|
| Graines récoltées en mai 1934..... | 100 % |
| — — — 1933.....                    | 100 % |
| — — — 1932.....                    | 90 %  |
| — — — 1931.....                    | 25 %  |

La faculté que possèdent les graines du *Thesium humile* de conserver en milieu sec leur faculté germinative pendant plusieurs années apparaît comme un caractère d'adaptation à la région méditerranéenne dont seraient dépourvues les espèces européennes telles que le *T. rostratum* étudié par HEINRICHER. Cette faculté est en effet une condition *sine qua non* de survie de l'espèce, puisque ses graines mûrissent au début d'une période chaude et sèche et restent, de mai à novembre, dans les couches superficielles du sol.

En présence d'eau, en milieu aseptique pour éviter l'intervention secondaire des micro-organismes, les graines du *Thesium humile* conservent leur faculté germinative pendant un an au minimum, durée des essais les plus longs.

Le 15 octobre 1931, des graines stérilisées au sublimé sont mises sur coton humide. 4, restées aseptiques, sont conservées ainsi jusqu'au 8 novembre 1932. A cette date, le coton était encore légèrement humide, bien que toute l'eau que renfermait le réservoir du

tube de culture à pomme de terre se fût évaporée. Elles sont mises dans du sable, en pot. 3 sur 4 germent dans le courant de l'hiver.

Le 17 décembre 1931, des graines sont rendues aseptiques par frottement sur du papier d'émeri puis dans du sable (voir p. 22). Elles sont mises sur coton humide jusqu'au 29 janvier, puis, à partir de cette date, 3 d'entre elles sont placées dans un tube de verre dont l'extrémité est façonnée pour les recevoir (p. 23, en d) et maintenues ainsi à la surface de l'eau jusqu'au 8 novembre 1932. Mises à ce moment dans du sable, en pot, 2 sur 3 germent dans le courant de l'hiver.

Dans d'autres essais similaires, les résultats sont semblables, mais la proportion des graines qui ont conservé leur faculté germinative est souvent plus faible.

La durée pendant laquelle les graines du *Thesium humile* conservent leur faculté germinative en présence d'eau, mais en milieu aseptique, est donc beaucoup plus longue que celle qu'avait déterminée COUPIN (37) pour des graines d'autres espèces conservées dans l'eau, en milieu septique. Elle était en effet de cinq mois au maximum pour les graines de Betterave. Dans les essais de COUPIN, il semble donc que les micro-organismes aient joué un rôle dans la perte rapide de la faculté germinative.

#### INHIBITION SECONDAIRE

Les graines physiologiquement mûres qui ont séjourné un certain temps en milieu humide sans germer sont devenues semblables à des graines « fraîches ». Elles sont en effet incapables de germer, même si l'ensemble des conditions qui permettent normalement la germination sont alors réalisées. Leur faculté germinative est pourtant intacte; on peut en effet en obtenir ultérieurement la germination. Ce phénomène d'inhibition secondaire n'est pas particulier aux graines du *Thesium humile*. Il a été en particulier bien mis en évidence par CROCKER (voir 129<sup>bis</sup>) sous le nom de « Secondary dormancy ». Il est impossible de traduire littéralement cette expression en français; car pour nous une graine est dite à l'état dormant durant toute sa phase de vie latente, quelles que soient les causes qui empêchent la germination (absence d'eau, d'oxygène, imperméabilité des téguments, maturité physiologique incomplète, etc...).

Cet état d'inhibition de l'embryon à la suite d'un séjour prolongé des graines à l'humidité, dans des conditions telles que leur germination ne soit pas possible, apparaît dans un très grand nombre d'essais dont quelques-uns seulement, tout à fait démonstratifs, ont été retenus dans le tableau suivant :

**TABEAU 11**  
INFLUENCE DU SEJOUR A L'HUMIDITE

| Durée du séjour à l'humidité<br>avant la section du sclérenchyme | Nombre de graines<br>par essai | Nombre de graines<br>germées |
|------------------------------------------------------------------|--------------------------------|------------------------------|
| 0.....                                                           | 10.....                        | 10 (en 10 jours)             |
| 16.....                                                          | 8.....                         | 4 (en 20 jours)              |
| 22.....                                                          | 6.....                         | 2 id.                        |
| 34.....                                                          | 8.....                         | 4 id.                        |

Bien qu'il ne porte pas sur toutes les graines à la fois, ce phénomène d'inhibition est très net. Les différences individuelles qui se manifestent ici disparaissent lorsque le séjour à l'humidité est beaucoup plus long.

On obtient le même résultat lorsque c'est la lumière qui s'oppose à la germination.

Le 28 janvier 1934, 11 graines stérilisées sont mises sur coton humide, après section des téguments; une seule germe. Les 10 qui restent sont mises à l'obscurité le 20 février 1934, après 23 jours de séjour sur coton humide. Aucune ne germe. Des graines sèches et sectionnées, mises en même temps sur coton humide à l'obscurité, germent toutes en 10 jours.

Ces mêmes phénomènes d'inhibition secondaire qui se manifestent *in vitro* jouent un rôle très important *in vivo*. Dans les champs et dans les essais effectués en pot, les graines qui n'ont pas germé au cours de l'hiver sont en état d'inhibition et ne germent pas, même si toutes les conditions nécessaires sont réalisées. En mars ou avril, on peut, par tamisage, extraire, des parties du sol riches en *Thesium*, des graines en bon état apparent. De même, dans les essais en pot, il reste à la fin de la première année un certain nombre de graines qui n'ont pas germé. Le pourcentage peut en atteindre 70 % (série 6, courbe 6). Il oscille entre 15 et 20 % dans le sable; il est de 5 % dans le terreau. Il s'agit pourtant de graines placées dans les conditions de milieu optima. Toutes — ou presque — ont leurs téguments infiltrés de filaments mycéliens qui forment un réseau très net à la surface de leur albumen.

Le 20 mars 1934, 19 graines non germées de la série 6 (voir p. 37) sont stérilisées au sublimé. Leurs téguments sont sectionnés au rasoir; les unes sont mises sur coton humide en tube, les autres sur papier buvard humide sous cloche. Aucune ne germe. Des graines conservées jusque-là à sec et placées dans les mêmes conditions

germent à 100. % en 10 jours. Pourtant, ces graines qui ne germent pas ont conservé leur faculté germinative. 8 sont en effet gardées sur coton humide, en tube, pendant tout l'été. 4 germent sans autre intervention, en novembre 1934, le coton étant encore un peu humide.

Une courte période de dessiccation est insuffisante pour faire cesser cet état d'inhibition.

Le 20 mars 1934, 17 graines de la série 6 sont mises 8 jours à l'étuve à 40° en atmosphère sèche. Les 29 mars 1934, elles sont placées sur coton humide, sans section préalable des téguments. Aucune ne germe. Conservées ainsi pendant tout l'été, 6 germent spontanément en novembre 1934 et 3 en décembre. 9 sur 17 ont donc germé après un séjour de plus de 7 mois en milieu humide, mais à température élevée pendant l'été.

L'état d'inhibition acquis à la suite d'un séjour de vingt-deux jours en milieu humide ne varie pas de façon appréciable si l'on soumet les graines à une dessiccation de douze jours.

6 graines identiques à celles du tableau 11 (p. 64), qui ont séjourné 22 jours à l'humidité, sont mises dans des tubes de verre placés dans des ballons dont le fond renferme du chlorure de calcium desséché. Ces ballons sont laissés 12 jours à l'obscurité, à la température de 20-22°. Les graines sont ensuite mises sur coton humide, en tube, après section de leurs téguments. 3 sur 6 seulement germent en 20 jours, au lieu de 2 sur 6 dans le lot qui n'a pas subi de dessiccation. La différence n'est pas significative. Mais il est possible qu'un séjour beaucoup plus long en milieu sec soit suffisant pour faire cesser cet état d'inhibition secondaire, comme il fait cesser l'état d'inhibition primaire des graines « fraîches ». Ces deux phénomènes sont en effet comparables et paraissent tenir aux mêmes causes.

Un séjour prolongé à l'humidité, à température élevée, loin de produire cet état d'inhibition, le fait disparaître. Dans les essais précédents, les graines restées sur coton humide pendant tout l'été ont en effet germé spontanément à l'automne, dès que la température est devenue favorable.

De même l'état d'inhibition ne s'acquiert pas lorsque les graines séjournent en milieu humide, à température trop élevée pour qu'elles puissent germer. Lorsqu'elles sont ensuite placées au-dessous de 18°, elles germent en proportion presque aussi élevée que des graines ordinaires, mais de façon plus échelonnée.

A partir du mois d'octobre 1934, des lots successifs de graines à

calotte stylaire sectionnée sont placés sur coton humide à l'obscurité. La température maximum de germination étant de 18°, les graines des premiers lots ne germent pas. La température ambiante oscille en effet autour de 22-24° et ne tombe au-dessous de 18° qu'après le 15 novembre. La germination des graines des différents lots se produit alors de la façon suivante :

**TABLEAU 12**  
**ACTION COMBINÉE DE LA TEMPÉRATURE**  
**ET DE L'HUMIDITÉ**

| Durée d'exposition<br>à une température<br>supérieure à 18° | Nombre<br>de graines<br>par essai | Graines germées après un<br>séjour à une temp. inf.<br>à 18°, de : |          | Graines<br>germées<br>Total % |
|-------------------------------------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------------------------------------------|----------|-------------------------------|
|                                                             |                                   | 10 jours                                                           | 15 jours |                               |
| 45 jours.....                                               | 12.....                           | 6.....                                                             | 11.....  | 92                            |
| 25 ».....                                                   | 10.....                           | 1.....                                                             | 6.....   | 60                            |
| 9 ».....                                                    | 11.....                           | 9.....                                                             | 9.....   | 82                            |
| 0 ».....                                                    | 12.....                           | 12.....                                                            | 12.....  | 100                           |

Enfin, l'inhibition cesse tout à fait pendant l'été pour les graines qui restent dans le sable ou dans la terre.

Les graines de la série 9 (voir p. 37) qui, en mars 1934, étaient toutes en état d'inhibition, comme l'établissent les essais précédents effectués avec des graines identiques de la série 6 (p. 64), ont toutes germé dans le sable, à l'air libre (Tableau 13 et Graphique I, courbes 9' et 9<sub>a</sub>).

En mars 1934, l'un des cinq pots de la série 9 est examiné pour s'assurer que les graines qui n'ont pas germé sont en bon état. Dans ce pot, 29 graines ont germé au cours de l'hiver 1933-34. Il reste 9 graines viables. Les 12 autres (29 + 9 + 12 = 50) sont mauvaises. Pour permettre de tracer les courbes 9' et 9<sub>a</sub>, on a supposé que les graines du pot enlevé auraient germé au même rythme que celles des quatre pots conservés.

MAZÉ (98<sup>bis</sup>) a démontré que, dans les graines fraîches de Maïs, la présence de traces d'aldéhyde éthylique s'oppose au développement de l'embryon. Une cause de même nature peut être incriminée pour les graines du *Thesium humile*. Elle serait aussi bien responsable de l'inhibition primaire des graines qui viennent de mûrir que de l'inhibition secondaire des graines après séjour prolongé à l'humidité, à

**TABEAU 13**  
GERMINATION DES GRAINES  
APRÈS UN AN DE SEJOUR DANS LE SABLE  
(Série 9 — Automne 1934)

|                                    |  | Graines germées depuis le début<br>de l'essai (Novembre 1933 -<br>courbe 9') |          | Graines germées depuis le<br>1 <sup>er</sup> Novembre 1934 (Courbe 9a) |     |
|------------------------------------|--|------------------------------------------------------------------------------|----------|------------------------------------------------------------------------|-----|
|                                    |  | Total                                                                        | %        | Total                                                                  | %   |
| 1 <sup>er</sup> novembre 1934..... |  | 123.....                                                                     | 69.....  | 2.....                                                                 | 4   |
| 8 — .....                          |  | 128.....                                                                     | 72.....  | 7.....                                                                 | 12  |
| 9 — .....                          |  | 130.....                                                                     | 73.....  | 9.....                                                                 | 15  |
| 12 — .....                         |  | 134.....                                                                     | 75.....  | 13.....                                                                | 22  |
| 16 — .....                         |  | 136.....                                                                     | 76.....  | 15.....                                                                | 26  |
| 21 — .....                         |  | 143.....                                                                     | 80.....  | 22.....                                                                | 38  |
| 24 — .....                         |  | 148.....                                                                     | 83.....  | 27.....                                                                | 48  |
| 28 — .....                         |  | 151.....                                                                     | 84.....  | 30.....                                                                | 52  |
| 30 — .....                         |  | 160.....                                                                     | 89.....  | 39.....                                                                | 67  |
| 3 décembre 1934.....               |  | 163.....                                                                     | 91.....  | 42.....                                                                | 72  |
| 5 — .....                          |  | 164.....                                                                     | 92.....  | 43.....                                                                | 76  |
| 7 — .....                          |  | 170.....                                                                     | 95.....  | 49.....                                                                | 84  |
| 8 — .....                          |  | 171.....                                                                     | 95.....  | 50.....                                                                | 86  |
| 10 — .....                         |  | 175.....                                                                     | 98.....  | 54.....                                                                | 93  |
| 13 — .....                         |  | 179.....                                                                     | 100..... | 58.....                                                                | 100 |

des températures favorables à la germination. Dans ce dernier cas, la substance chimique qui s'oppose au développement de l'embryon apparaît nettement comme un produit de la respiration. Au-dessous de 20°, elle s'accumule en effet dans la graine qui a absorbé de l'eau et dont la respiration est devenue beaucoup plus active. Mais elle ne se forme pas, et elle est même détruite, lorsque la température dépasse 20°. Elle se rapproche par là des acides organiques qui s'accumulent dans les fruits à basse température et qui sont brûlés à température plus élevée. Cette action de la température sur les phénomènes d'inhibition est donc intéressante par les rapprochements qu'elle permet de faire sur la nature chimique des substances qui exercent sur l'embryon une action inhibitrice. La parenté chimique entre aldéhydes et acides organiques est suffisamment étroite pour que ces constatations se relient directement aux expériences de MAZÉ sur le Maïs.

L'influence de la température implique que les phénomènes d'inhibition dont les graines du *Thesium humile* sont le siège ne peuvent pas être attribués à l'accumulation du gaz carbonique dans l'amande.

Par contre, alors que des moisissures se développant autour des graines de Maïs encore vertes détruisent l'aldéhyde éthylique et permettent le développement immédiat de l'embryon, les champignons qui attaquent les téguments des graines du *Thesium humile* n'ont pas le même pouvoir (voir p. 54).

Ces phénomènes d'inhibition permettent de comprendre que des graines dont les téguments sont envahis par des champignons ne germent pas nécessairement. Lorsque des graines sont mises dans du sable, celles dont les téguments sont corrodés par des champignons avant que le développement de l'embryon ne soit inhibé par les produits de la respiration, germent seules. Celles qui sont tardivement contaminées et celles qui sont la proie d'espèces de champignons peu actives ne germent pas, par suite de l'entrée en jeu des phénomènes d'inhibition. La résistance de leurs enveloppes n'est plus en cause. Ces graines ne germent plus en effet après section de leurs téguments (voir p. 64); elles germent par contre sans autre intervention à l'automne suivant (voir p. 65), lorsque l'état d'inhibition de l'embryon a disparu.

Le phénomène est donc complexe. C'est tout d'abord la résistance des téguments qui s'oppose à la germination des graines. Peu à peu, les téguments étant corrodés, les phénomènes d'inhibition secondaire interviennent à leur tour. Ainsi s'explique que les essais de germination dans du sable, en pot, aient pu donner des pourcentages finals si variables suivant la richesse initiale du milieu en germes de micro-organismes (séries 1 à 9, p. 36, et Graphique 1, courbes 1 à 9). En l'absence de tout phénomène d'inhibition, seule la vitesse de germination aurait varié, puisque, en mars, toutes les graines — ou presque — sont infectées par des champignons. Mais, par le jeu combiné de la résistance des téguments et des phénomènes d'inhibition, les graines de la série stérile 6 ne germent qu'en faible proportion. En effet, elles ne sont pour la plupart contaminées par des champignons qu'après un certain temps de séjour dans le sable humide.

Aussi, les graines du *Thesium humile* se comportent de façon différente suivant que leurs téguments sont déjà corrodés par des champignons ou ne le sont pas encore. C'est ce que démontre bien la marche de la germination des graines de la série 9 au cours de la première et de la deuxième années de leur séjour dans le sable. La première année, la courbe qui traduit la marche de la germination devient peu à peu horizontale (courbe 9); 68 % seulement des graines

germent. La deuxième année, la courbe se rapproche de la ligne droite et toutes les graines germent (courbe 9a).

Enfin, ces phénomènes d'inhibition apparaissent, au point de vue biologique, comme un caractère excessivement précis d'adaptation de l'espèce au climat méditerranéen. A cause d'eux, dans les champs, les germinations du *Thesium humile* se ralentissent à partir du mois de février et cessent complètement au mois de mars, à un moment où la température du sol est encore favorable. Mais, en raison de la sécheresse estivale précoce, les plantes nées à la fin de l'hiver auraient beaucoup de chances de mourir avant d'avoir grainé. Un mécanisme spécial s'oppose à leur naissance et réserve les graines pour l'automne suivant, augmentant ainsi les chances de conservation de l'espèce.

## INFLUENCES DIVERSES

### LUMIERE

La lumière exerce une action défavorable sur la germination des graines du *Thesium humile*, alors que, d'après KINZEL (80), elle favorise au contraire celle des graines du *T. rostratum*. Cette action se traduit soit par un simple retard, soit par un empêchement complet. Elle dépend de l'âge des graines, de l'intensité de la lumière et de la nature des radiations lumineuses. Enfin, elle est d'autant plus marquée que les graines sont plus âgées.

TABLEAU 14

#### ACTION DE LA LUMIERE SUIVANT L'AGE DES GRAINES

| Nature des graines            | Essais en novembre 1934 | Nombre  | Germées après |        |         | Total<br>p. 100 |
|-------------------------------|-------------------------|---------|---------------|--------|---------|-----------------|
|                               |                         |         | 8 j.          | 11 j.  | 17 j.   |                 |
| Récolte 1934 - Obscurité..... | 10.....                 | 10..... | 10.....       | »..... | ».....  | 100             |
| » - Lumière diffuse.....      | 10.....                 | 0.....  | 0.....        | 2..... | 10..... | 100             |
| Récolte 1933 - Obscurité..... | 7.....                  | 6.....  | 6.....        | 6..... | 7.....  | 100             |
| » - Lumière diffuse.....      | 10.....                 | 0.....  | 0.....        | 0..... | 3.....  | 30              |

Les graines de la récolte 1934, restées de mai à novembre à l'obscurité, germent à la lumière diffuse avec un retard de neuf jours, mais elles germent encore toutes.

Avec celles de la récolte 1933 conservées pendant dix-huit mois, partie à l'obscurité, partie à la lumière diffuse d'intensité très faible

(leur parenchyme chlorophyllien est jaune), le retard est aussi accusé et, en outre, le pourcentage final de germination reste faible. La différence de couleur du parenchyme chlorophyllien est peut-être la seule cause de cette différence (voir ci-dessous).

Le Tableau 12 (p. 66) montre que des graines ayant séjourné à l'obscurité sur du coton humide pendant quarante-cinq jours, à une température supérieure à 18°, germent encore à 92 % en quinze jours à partir du moment où la température est devenue favorable. Dans une série parallèle restée à la lumière, tous les autres facteurs étant les mêmes, une seule graine sur douze germe au bout de vingt-cinq jours (8 %).

L'action de la lumière est d'autant plus accusée que son intensité est plus forte. Une lumière trop faible ou d'intensité normale, mais agissant de façon discontinue pendant un temps très court, reste sans action notable.

Le 20 février 1934, 3 lots identiques de 10 graines à téguments sectionnés sont mis, l'un à l'obscurité complète (dans du papier noir et dans un placard), l'autre dans un placard sans précautions spéciales (si bien que la lumière filtre à travers les joints des portes), le troisième dans un autre placard identique qui est ouvert pendant quelques minutes chaque jour. Dans chacun des lots, toutes les graines étaient germées le 12<sup>me</sup> jour.

Si les graines placées à la lumière diffuse du laboratoire sont soumises à l'action directe des rayons solaires, ne fut-ce qu'une heure certains jours, le retard est beaucoup plus accusé et le pourcentage final beaucoup plus faible que si les graines restent toujours à la lumière diffuse. Avec des graines de l'année, le pourcentage des graines germées après 21 jours est de 18 %; il est de 100 % à la lumière diffuse en 17 jours et de 100 % à l'obscurité en 8 jours.

L'action de la lumière est également influencée par la couleur des téguments ainsi que par la présence ou l'absence du parenchyme chlorophyllien (Tableau 15).

Les essais de 1933 ont été effectués avec des graines du même lot, récoltées en mai 1932 et conservées jusqu'en février 1933 (date des essais) dans des tubes rangés dans une boîte de carton, à une intensité lumineuse très faible. Les unes sont stérilisées au sublimé et sectionnées (parenchyme vert), les autres sont privées de leur parenchyme chlorophyllien par frottement sur du papier d'émeri, puis sectionnées.

Les essais de 1935 ont mis en œuvre des graines de même origine, récoltées en mai 1934 et conservées dans des tubes rangés dans un placard, à l'obscurité presque complète. Un premier lot est resté à

TABLEAU 15

ACTION DE LA LUMIERE SUIVANT L'ETAT DES TEGUMENTS

| Etat des graines | Nombre | Germées ap.ès (jours) |    |    |    |    | Total<br>p. 100 |
|------------------|--------|-----------------------|----|----|----|----|-----------------|
|                  |        | 9                     | 11 | 13 | 15 | 20 |                 |

*Obscurité*

|                            |         |    |                          |     |
|----------------------------|---------|----|--------------------------|-----|
| Parenchyme jaune (1935)... | 10...   | 10 | .....».....».....».....» | 100 |
| Sans parenchyme (1935).... | 10..... | 3  | .....7 ...8.....».....»  | 80  |

*Lumière diffuse*

|                            |         |   |                    |        |    |
|----------------------------|---------|---|--------------------|--------|----|
| Parenchyme vert (1933).... | 11..... | 0 | .....0.....0.....4 | 6..... | 54 |
| — — (1935)....             | 10..... | 0 | .....0.....1.....3 | 7..... | 70 |
| — jaune (1935)....         | 10...   | 0 | .....0.....2.....2 | 4      | 40 |
| Sans parenchyme (1933) ..  | 22..... | 0 | .....0.....0.....1 | 3..... | 14 |
| — — (1935)....             | 10..... | 0 | .....0.....1.....1 | 1..... | 10 |

l'obscurité jusqu'au moment des essais (février 1935). Un deuxième lot a été mis à la lumière diffuse du 16 décembre 1934 au 7 février 1935, soit un peu moins de deux mois. Les graines du premier lot ont gardé leur parenchyme chlorophyllien vert. La lumière a détruit la chlorophylle des graines du deuxième lot, dont les teguments sont devenus jaunâtres. Les graines du premier lot sont, les unes stérilisées telles quelles au sublimé (parenchyme vert), les autres privées de leur parenchyme chlorophyllien par frottement sur du papier d'émeri puis stérilisées au sublimé comme les précédentes (sans parenchyme). Les graines du deuxième lot ont été stérilisées telles quelles au sublimé (parenchyme jaune).

Le tableau 15 confirme d'abord les chiffres du tableau 14. Il montre ensuite que, à la lumière diffuse, ce sont les graines entourées par leur parenchyme chlorophyllien encore vert qui germent le mieux (54 % en 1933, 70 % en 1934). Lorsque la chlorophylle du parenchyme a été détruite par la lumière, le pourcentage de germination diminue (40 %). Il ne s'agit pourtant pas d'une action lente de la lumière sur l'embryon dans la graine encore sèche. En effet, les graines conservées à l'obscurité et débarrassées de leur parenchyme chlorophyllien germent encore plus mal (14 et 10 %). Le parenchyme chlorophyllien constitue donc un écran qui intercepte les rayons lumineux et protège l'amande. Il agit à la fois sur l'intensité lumineuse totale et sur la nature des radiations lumineuses qui parviennent jusqu'aux cellules vivantes. Les radiations absorbées par la chlorophylle semblent particulièrement actives. Mais ces essais ne donnent que des indications trop superficielles sur l'influence comparée des diverses radiations lumineuses.

L'action de la lumière doit être interprétée en liaison avec les phénomènes d'inhibition précédemment étudiés. Par elle-même, elle n'apporterait qu'un simple retard dans la germination. Mais, en raison de ce retard, elle permet l'intervention des phénomènes d'inhibition. Une certaine proportion des graines ne germent plus, d'autant plus importante que le retard dû à la lumière est plus grand. Cette interprétation, rigoureusement d'accord avec les faits, permet de comprendre le cas si curieux des graines que KINZEL (77 à 81) qualifie de « lichtharte Samen » (graines devenues « dures », c'est-à-dire incapables de germer, après avoir été soumises à l'action de la lumière en milieu humide; voir surtout 77). Dans tous les essais effectués avec le *Thesium humile*, les graines qui ne germaient pas à la lumière, tout en ayant conservé leur faculté germinative, avaient perdu le pouvoir de germer à l'obscurité (voir p. 64). Elles auraient donc pu être qualifiées de « lichtharte Samen », suivant la terminologie de KINZEL. Il s'agit en réalité d'un phénomène d'inhibition secondaire qui s'est manifesté à la faveur de l'action retardatrice de la lumière.

Comme AXENTJEV (1) l'a montré, la lumière agit certainement sur les phénomènes physico-chimiques qui se passent dans les cellules vivantes de l'amande. Les diastases notamment sont détruites par la lumière. Mais le rôle de cette dernière est complexe, puisqu'il est favorable, défavorable ou indifférent, suivant la nature des graines. En modifiant la valeur de la pression osmotique du suc cellulaire dans un sens ou dans un autre, la lumière peut avoir des effets très variables suivant l'état des téguments de la graine, c'est-à-dire suivant la résistance R que ces téguments opposent au gonflement de l'amande. Beaucoup de particularités dans l'action de la lumière suivant l'état des téguments peuvent s'interpréter de cette façon (p. 58).

#### TEMPERATURE

Les graines du *Thesium humile* ne germent qu'entre des limites de température relativement étroites et, fait remarquable pour une plante de la région méditerranéenne, la limite supérieure est située au voisinage de 20° seulement.

Le 4 octobre 1934, on met à l'obscurité, sur coton humide, des graines à téguments sectionnés. La température oscille d'abord autour de 26°. Elle s'abaisse lentement, mais elle est encore de 20° après 1 mois. Elle varie entre 17 et 20° du 12 au 19 novembre 1934, pour ne s'abaisser enfin au-dessous de 18° qu'à partir du 19 novembre 1934. Là germination commence 10 jours après (voir Tableau 12, page 66).

Le 10 novembre 1934, la température comprise entre 17 et 20° ne

permet pas encore la germination en 10 jours des graines mises à ce moment sur coton humide. Les graines de ce deuxième lot attendent aussi pour germer que la température ne dépasse pas 18°.

Le 29 novembre 1934, on met à l'obscurité deux lots de 10 graines à téguments sectionnés, l'un à la température de 15-16°, l'autre à 20-22°. Toutes celles du premier lot germent en 10 jours. Aucune ne germe dans le second.

Dans ces essais effectués *in vitro*, avec des graines à sclérenchyme sectionné, la limite supérieure est donc de l'ordre de 18°. Mais, dans la nature, on observe des germinations à des températures moyennes légèrement plus élevées. Ainsi, à l'automne 1934, les premières plantules des graines du lot 9 qui ont passé l'été dans le sable apparaissent le 1<sup>er</sup> novembre (Graphique 1, courbes 9' et 9a). Elles dérivent donc de graines qui ont germé vers le 22 octobre, alors que la température moyenne était encore de l'ordre de 20° et que des graines à téguments sectionnés ne germaient pas encore *in vitro*.

De telles différences ne sont pas surprenantes si l'on pense que la température agit de façons diverses sur beaucoup de facteurs à la fois et qu'on en observe seulement la résultante. La valeur de la résistance mécanique des téguments, qui est certainement plus faible dans des graines envahies par des champignons depuis près d'un an, que dans des graines à sclérenchyme sectionné suivant la calotte stylaire, est de nature à expliquer cette différence, en faisant intervenir, comme pour la lumière, la valeur P de la pression osmotique des cellules.

Un maximum aussi faible, surprenant au premier abord, témoigne en réalité d'une remarquable adaptation au climat méditerranéen, puisqu'il ne permet pas les germinations à la suite des pluies orageuses de l'automne, auxquelles font souvent suite des périodes de sécheresse qui seraient funestes aux jeunes plantules. Les germina-

**TABLEAU 16**  
INFLUENCE DE LA TEMPERATURE

| Température  | Nombre de graines | Germées après (jours) |              |              |              |              |              |
|--------------|-------------------|-----------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
|              |                   | 7....10.              | 12....14.... | 16....18     |              |              |              |
| 20-22° ..... | 10.....           | 0.....0.....          | 0.....0..... | 0.....0..... | 0.....0..... | 0.....0..... | 0.....0..... |
| 16° .....    | 10.....           | 10.....               | 40.....      |              |              |              |              |
| 14-16° ..... | 10.....           | 40.....               | 8.....10     |              |              |              |              |
| 10-12° ..... | 18.....           | 0.....0.....          | 5.....14.... | 17....18     |              |              |              |

tions ne peuvent commencer qu'au début du mois de novembre, alors que le sol est déjà bien imbibé d'eau et que les pluies hivernales entretiendront cette humidité.

La limite minimum n'a pas été exactement déterminée. A 10-12°, *in vitro*, des graines à téguments sectionnés germent encore à 100 %, mais de façon beaucoup plus lente (Tableau 16). D'autre part, dans les champs, en Tunisie, les graines germent pendant tout l'hiver, la température étant toujours suffisante.

### PROFONDEUR D'ENFOUISSEMENT

La profondeur à laquelle sont enfouies les graines joue un rôle très important. Dans les essais effectués en pot, avec du sable ou avec du terreau, les graines ont été enterrées à 3 ou 4 cm. C'est la profondeur optimum. Des germinations peuvent s'observer en surface, mais elles sont rares, en raison de l'action défavorable de la lumière. Des graines enfouies à 10 cm. de profondeur germent encore, mais en plus faible proportion; on se trouve au voisinage de la limite inférieure.

D'après la forme des plantules, on peut déterminer la profondeur à laquelle étaient enterrées les graines qui leur ont donné naissance. La jonction entre la racine et l'axe hypocotylé, marquée par un brusque changement de diamètre, se produit en effet juste au niveau de la graine (Pl. I, fig. 1). La longueur de la partie souterraine blanche de l'axe hypocotylé des plantules qui poussent spontanément dans les champs permet donc de connaître très exactement la répartition en profondeur des graines qui ont donné ces plantules. De nombreuses observations ont montré que les graines qui germent dans la terre, en pleins champs, sont réparties entre 1 et 8 cm. de profondeur. On trouve rarement quelques plantules d'origine plus superficielle; elles conservent alors, au sommet de leurs cotylédons dressés, la coque de la graine, qui n'était pas suffisamment adhérente au sol pour que les cotylédons s'en dégagent. Dans les terres légères, quelques plantules ont une origine plus profonde (10 cm.).

Cependant les graines sont réparties par les labours dans une couche de 15 à 20 cm. de terre. L'absence de plantules nées à plus de 10 cm. de profondeur ne tient pas à ce que les plantules des graines trop enterrées, empêchées de se frayer un passage jusqu'à la surface du sol, dépérissent après avoir épuisé les matières de réserve de l'albumen. Les graines trop enterrées ne germent réellement pas, comme l'indiquent sans erreur possible les observations en pleins champs et les essais en pot. Ce phénomène est d'ailleurs très général. On le retrouve pour toutes les graines des plantes spontanées qui constituent les mauvaises herbes des cultures. La limite inférieure

varie seulement avec les espèces; elle est d'autant plus superficielle que les graines sont plus petites.

Pour expliquer ce phénomène, on fait intervenir la répartition de l'oxygène et du gaz carbonique dans le sol suivant la profondeur. Les graines ne germeraient pas au-dessous d'un certain niveau par suite d'une richesse de l'atmosphère du sol insuffisante en oxygène ou trop élevée en gaz carbonique. Cette hypothèse, très vraisemblable, n'a donné lieu à aucune vérification expérimentale dans le cas du *Thesium humile*.

## EVOLUTION

Les plantules du *Thesium humile* apparaissent dans les champs à partir de novembre, mais les levées les plus importantes s'observent dans le courant de décembre et au début de janvier, à la suite des périodes pluvieuses qui, dans la région méditerranéenne, marquent cette époque de l'année. Quelques plantules continuent encore à sortir fin janvier et courant février, puis les germinations cessent complètement. Cette germination exclusivement hivernale s'explique facilement : la température trop élevée empêche les germinations jusqu'en novembre; les phénomènes d'inhibition les ralentissent dès février et les arrêtent complètement à partir du mois de mars.

Le gonflement de l'albumen fait éclater la coque de sclérenchyme suivant les trois lignes saillantes qui partent du sommet styloïde du fruit (Pl. XIV, fig. 2). En se dégageant, la racine déchire l'albumen qui forme tout autour une sorte de collerette. Puis l'axe hypocotyle s'allonge rapidement, recourbé en épingle à cheveux à son sommet (Pl. XIV, fig. 1). Les cotylédons s'allongent aussi, leur extrémité seule restant engagée dans l'albumen, qui est progressivement digéré. Lorsqu'ils ont atteint une vingtaine de millimètres de long, ils sont finalement tirés hors des enveloppes de la graine par l'axe hypocotyle dont la croissance continue et ils sont ainsi amenés à la surface du sol. Dès qu'ils sont dégagés, ils se redressent, verdissent et forment les feuilles cotylédonaire (Pl. I, fig. 1 et Pl. II, fig. 1).

La germination des graines du *Thesium humile* est donc épigée. Ce n'est pas un caractère constant dans la famille des Santalacées. Les graines de l'*Osyris alba* par ex. sont à germination hypogée. Les cotylédons s'allongent juste assez pour libérer la gemmule et lui permettre de se développer en dehors de l'albumen.

Il s'écoule de huit à dix jours entre la sortie de la racine et l'apparition des feuilles cotylédonaire à la surface du sol. Par temps froid, la phase souterraine du développement des plantules dure plus long-

temps, surtout si une croûte s'est formée à la surface du sol. Beaucoup de levées tardives n'ont pas d'autres causes.

La jeune plante reste longtemps réduite à ses deux feuilles cotylédonaire dressées (Pl. II, fig. 1). Seul le système racinaire s'accroît rapidement dès le début. La racine principale s'allonge beaucoup et se ramifie (Pl. I, fig. 1, 2 et 3). Les premiers suçoirs se forment de bonne heure, dès que les racines du parasite rencontrent celles d'une plante nourricière. On peut en trouver déjà en décembre, sur des plantules de moins de un mois. A partir du moment où les suçoirs entrent en jeu pour assurer la nutrition de la plantule, le développement de l'appareil aérien commence. De nouvelles feuilles se forment, rapprochées les unes des autres et dressées côte à côte (Pl. II, fig. 2, 3 et 4). Ces premières phases du développement du *Thesium humile* sont lentes, en raison des basses températures de la période hivernale. Mais, dès que le printemps s'annonce, avec les journées ensoleillées de mars, la vigueur des plantes s'accroît. La plantule se ramifie, ses tiges s'allongent et elle fleurit à partir du mois d'avril. Floraison et fructification se poursuivent jusqu'en mai ou juin, jusqu'à ce que la sécheresse estivale fasse sentir ses effets et provoque la dessiccation du parasite, ainsi que celle de la plupart de ses hôtes habituels. Le cycle évolutif de cette plante annuelle est donc caractérisé par sa brièveté, caractère que l'on retrouve chez la plupart des espèces annuelles de la région méditerranéenne. Sensible au froid, la plante se développe lentement pendant l'hiver. Elle mûrit ses graines dès la fin du printemps et disparaît aux premières atteintes de la sécheresse estivale.

En l'absence de plante-hôte, les plantules de *Thesium humile* forment de nombreuses racines dépourvues de suçoirs (Pl. I, fig. 3). Leurs organes aériens se développent à peine (Pl. II, fig. 5, à gauche). Quelques feuilles de dimensions réduites apparaissent au-dessus des feuilles cotylédonaire, mais la plantule jaunit progressivement et dépérit sans avoir fructifié. Si de telles plantules arrivent à donner quelques fleurs, dans des cultures sur terreau en pot (Pl. II, fig. 5, à droite), c'est qu'elles ont pu profiter de façon transitoire des plantes qui se sont accidentellement développées à leur voisinage et qui n'ont pas été arrachées à temps.

Des graines de *Thesium humile* ont été semées dans du terreau, en pot, le 3 novembre 1931. Les premières levées s'observent le 21 novembre 1931 et les sorties se poursuivent jusqu'en janvier. Des semis successifs de Blé ont été faits dans ces pots, de quinze jours en quinze jours. Le *Thesium humile* s'est normalement développé dans tous les pots où le Blé a germé avant le mois de mars. Dans les pots où le Blé n'a germé que le 1<sup>er</sup> avril, les plantules de *Thesium* ont dépéri avant

d'avoir pu profiter de leur hôte. Elles ont donc végété deux ou trois mois sans plante-hôte, mais n'ont pu vivre plus longtemps.

Si l'on supprime le bourgeon terminal d'une plantule de *Thesium*, en la coupant au ras du sol au moment de sa levée, on ne provoque pas sa mort. Sur l'axe hypocotylé, immédiatement au-dessous de la section, il se forme lentement un bourgeon adventif qui, même en l'absence de plante-hôte (plantules dans du sable), donne naissance à un bouquet de feuilles (Pl. II, fig. 6).

En résumé, le *Thesium humile* vit obligatoirement en parasite. Si ses plantules sont capables de rester vivantes pendant plusieurs mois en l'absence de toute plante nourricière, il ne peut fleurir et fructifier dans ces conditions. HEINRICHER, dans ses nombreux et très importants travaux sur les Phanérogames parasites (53 à 63), a montré que les plantules de certaines Rhinanthacées, en l'absence de toute plante-hôte, se parasitaient entre elles. Quelques individus peuvent acquérir ainsi un certain développement et même grainer, en tirant des plantules voisines certains matériaux nécessaires à leur croissance. Cet autoparasitisme bien particulier n'a pas été observé chez le *Thesium humile*. Mais il n'est pas impossible, puisque des suçoirs peuvent se former au contact de deux racines de ce parasite.

## PLANTES-HÔTES

Comme toutes les Santalacées dont la biologie est connue et comme la plupart des hémiparasites radicales, le *Thesium humile* est un parasite polyphage. Au point de vue agricole, il n'est nuisible qu'aux cultures de céréales (Blé, Orge et Avoine). Mais il se développe aussi dans les cultures de Fèves et dans les jachères mal travaillées, où il passe inaperçu. On trouve ses suçoirs fixés indifféremment sur toutes les racines des plantes avoisinantes. Des observations dans les champs ont en effet montré la présence de suçoirs de *Thesium humile* sur les racines de 32 espèces de plantes spontanées ou cultivées appartenant à 13 familles de Monocotylédones et de Dicotylédones. Ce sont :

### *Dicotylédones :*

Fumariacées : *Fumaria agraria*, *Fumaria parviflora*.

Papavéracées : *Papaver Rhœas*.

Crucifères : *Raphanus Raphanistrum*.

Légumineuses : *Melilotus sulcata*, *Medicago lappacea*, *Lotus Creticus*, *Vicia sativa*, *Vicia Faba*, *Vicia Narbonensis*, *Scorpiurus sulcatus*, *Coronilla scorpioides*.

Ombellifères : *Scandix Pecten-Veneris*, *Torilis nodosa*.

Composées : *Chrysanthemum coronarium*, *Sonchus tenerrimus*, *Callendula arvensis*.

Convolvulacées : *Convolvulus arvensis* (rhizomes), *Convolvulus tricolor*.

Boraginées : *Anchusa undulata*.

Euphorbiacées : *Euphorbia exigua*.

Plantaginées : *Plantago psyllium*.

Santalacées : *Thesium humile* (autoparasitisme).

### *Monocotylédones :*

Graminées : *Avena Algeriensis*, *Avena sterilis*, *Poa annua*, *Cynodon dactylon*, *Lolium rigidum*, *Hordeum sativum*, *Triticum vulgare*, *Triticum durum*.

Liliacées : *Muscari comosum*.

Si l'on excepte le cas d'autoparasitisme, il est logique d'admettre que les plantes sur lesquelles se forment les suçoirs sont à elles seules susceptibles de nourrir le parasite. La démonstration directe méritait pourtant d'en être faite. Les cultures en pleins champs ne peuvent pas donner de résultats assez sûrs, en raison de l'enchevêtrement des systèmes radiculaires des plantes, même lorsqu'elles sont éloignées les unes des autres. Les cultures en pot sont beaucoup plus simples et beaucoup plus démonstratives et c'est à elles que HEINRICHER avait déjà eu recours pour l'étude de nombreux hémiparasites.

En pot, dans du terreau, le développement normal du *Thesium humile* a été obtenu avec 66 espèces de plantes appartenant à 23 familles réparties dans l'ensemble de l'embranchement des Phanérogames. Si l'on tient compte des espèces sur lesquelles des suçoirs ont été trouvés dans la nature et qui n'ont pas fait l'objet de cultures en pot, on arrive au total de 79 espèces, réparties dans 27 familles. On compte parmi ces hôtes des plantes cultivées et des plantes spontanées, des plantes annuelles et des plantes vivaces, des plantes herbacées et des plantes ligneuses. Il est plus simple d'ajouter que la culture n'a échoué avec aucune des Phanérogames essayées, à l'exception toutefois d'un hémiparasite comme lui, le *Trixago apula* <sup>(1)</sup>

---

(1) Cette *Rhinanthacée*, hémiparasite radicole, qui cause des dégâts dans les cultures de céréales en terre forte, possède des graines minuscules qui germent en l'absence de toute plante-hôte. Elle vit obligatoirement en parasite, mais elle est polyphage. En pot, son développement complet a été obtenu aux dépens des espèces suivantes, les seules essayées : *Bromus rubens*, *Fumaria agraria*, *Erodium malacoides*, *Lavatera trimestris*, *Raphanus Raphanistrum*, *Oxalis cernua*, *Medicago ciliaris*, *Sonchus tenerrimus*, *Chrysanthemum coronarium* et *Chenopodium murale*.

(*Bartsia Trivago*). Les résultats ont été également négatifs en présence de deux espèces de Fougères (*Adiantum Capillus-Veneris* et *Blechnum sp.*).

Le *Thesium humile* est donc un parasite polyphage; il paraît pouvoir vivre aux dépens de la plupart des plantes susceptibles de mettre de jeunes racines à sa portée. Il faut en effet bien admettre que ses suçoirs ne sont pas capables de perforer le liège qui protège des racines âgées et que de jeunes radicules lui sont nécessaires.

## PLANTES-HOTES (Cultures en pot)

### PHANEROGAMES

#### ANGIOSPERMES

##### *Dicotylédones :*

Renonculacées : *Delphinium Ajacis* (var. horticoles).

Papavéracées : *Papaver Rhœas*, *Papaver hybridum*, *Papaver somniferum*.

Crucifères : *Diplotaxis erucoides*, *Brassica insularis*, *Sinapis alba*, *Capsella Bursa-pastoris*.

Caryophyllées : *Stellaria media*, *Spergularia rubra*.

Paronychiées : *Polycarpon tetraphyllum*.

Malvacées : *Malva sylvestris*, *Lavatera trimestris*.

Linées : *Linum usitatissimum*.

Légumineuses : *Trigonella Fœnum-Graecum*, *Medicago lappacea*, *Medicago ciliaris*, *Medicago echinus*, *Melilotus sulcata*, *Melilotus indica*, *Cicer arietinum* (variété ordinaire et variété à graines noires), *Vicia sativa*, *Vicia Faba* (fève et fêverolle), *Vicia ervilia*, *Vicia vestita*, *Lens esculenta*, *Phaseolus vulgaris*.

Ficoïdées : *Mesembryanthemum nodiflorum*.

Ombellifères : *Bupleurum protractum*, *Scandix Pecten-Veneris*, *Ridolfia segetum*, *Torilis nodosa*, *Ferula communis*.

Rubiacées : *Galium saccharatum*, *Galium tricornis*, *Galium viscosum*, *Vaillantia hispida*.

Composées : *Chrysanthemum coronarium*, *Senecio leucanthemifolius*, *Sonchus oleraceus*, *Sonchus tenerrimus*.

Cucurbitacées : *Ecballium elaterium*.

Convolvulacées : *Convolvulus tricolor*.

Solanées : *Solanum nigrum*.

Labiées : *Lamium amplexicaule*.

Salsolacées : *Beta vulgaris* (espèce spontanée et betterave cultivée),  
*Chenopodium opulifolium*, *Chenopodium murale*.

Polygonacées : *Rumex pulcher*, *Polygonum aviculare*.

Euphorbiacées : *Euphorbia Peplus*, *Ricinus communis* (plantules).

Urticacées : *Urtica urens*.

#### *Monocotylédones :*

Cypéracées : *Cyperus rotundus*.

Graminées : *Phalaris brachystachys*, *Avena sterilis*, *Avena Algeriensis*, *Cynodon dactylon*, *Poa annua*, *Bromus inadrutensis*, *Triticum durum*, *Triticum vulgare*, *Secale cereale*, *Hordeum sativum*, *Lolium rigidum*.

#### GYMNOSPERMES

Conifères : *Pinus Halepensis*.

### RELATIONS ENTRE LE PARASITE ET L'HÔTE

#### FORMATION DES SUÇOIRS

La distribution des suçoirs sur le système racinaire du *Thesium humile* est très irrégulière. Ces organes peuvent se former en n'importe quel point d'une jeune racine, la cause déterminante étant constituée par la présence d'une racine nourricière au voisinage immédiat. Cette hypothèse seule permet en effet d'expliquer que certaines racelles du parasite ne portent que de rares suçoirs, alors que d'autres, morphologiquement semblables, en ont formé un grand nombre côte à côte, tous fixés par exemple sur une même racine parallèle à la racine du *Thesium*.

Comme conclusion à l'ensemble de ses recherches sur cette question, HEINRICHER (62) indique que, chez les Santalacées comme chez les Rhinanthacées, la formation des suçoirs est subordonnée à une excitation chimique par les racines de l'hôte. Pourtant, il admet que des plantules dépourvues d'hôte peuvent, de façon anormale, donner des suçoirs au contact de débris organiques ou de particules minérales. Beaucoup de plantes parasites portent en effet des suçoirs qui, au lieu d'être fixés sur une racine, enserrant un débris organique ou un grain de sable. Chez le *Thesium humile*, on trouve bien des suçoirs nettement pédonculés, parfois recourbés en crochet, qui n'adhèrent pas à une racine. Mais ils sont indépendants de toute particule organique ou minérale. Ils semblent s'être développés sous l'influence d'une racine trop éloignée pour qu'ils aient pu parvenir jusqu'à elle.

A priori, on peut supposer avec HEINRICHER que la racine-hôte laisse diffuser autour d'elle des substances chimiques qui provoquent sur les racines de *Thesium humile* la formation de suçoirs. Des essais destinés à étayer cette hypothèse par des faits précis ont pourtant donné des résultats négatifs. Dans des ballonnets dont le fond est occupé par de l'extrait de terreau gélosé, on place d'une part des graines de *Thesium humile* à calotte basilaire sectionnée, d'autre part des graines de *Medicago ciliaris* à téguments piqués. Bien que malingres en raison de la pauvreté du milieu et surtout du manque de gaz carbonique, les plantules de *Medicago ciliaris* que l'on obtient forment plusieurs feuilles et leurs racines pénètrent dans la gélose de part en part. Dans les mêmes conditions, les plantules du *Thesium humile* ne forment par contre qu'une racine réduite, en partie atrophiée. Un fragment de gélose prélevé au voisinage d'une racine de *Medicago* et placé au contact d'une racine de *Thesium* ne détermine aucune réaction de cette dernière. Faute d'avoir pu obtenir sur gélose des racines de *Thesium* d'aspect normal, ce résultat négatif ne permet de tirer aucune conclusion.

La formation des suçoirs sur les racines des parasites radicales rappelle par beaucoup de points la germination des graines de certaines plantes parasites telles que les Orobanches. L'étude comparée de ces deux phénomènes est donc susceptible d'en éclairer le déterminisme respectif. La germination des graines d'Orobanches est, comme la formation des suçoirs sur les racines des hémiparasites, influencée par la présence des racines des plantes-hôtes. Il s'agit d'ailleurs de phénomènes équivalents, au point de vue physiologique tout au moins. Le petit filament sans coiffe qu'émet l'embryon d'une graine d'Orobanche n'est pas autre chose, en effet, qu'un suçoir.

Les graines de l'*Orobanche speciosa* germent au voisinage des racines d'un grand nombre de plantes. L'action des racines de certaines espèces se fait sentir dans un rayon de 8<sup>mm</sup>. D'autres n'agissent qu'à une distance plus faible : 1 ou 2<sup>mm</sup> au maximum. La proportion des graines de l'*Orobanche speciosa* qui germent est de 95 % au moins avec les espèces de plantes les plus actives. Elle est à peine chiffrable (de l'ordre de 1 %) avec d'autres, et on trouve tous les intermédiaires entre les espèces dont les racines font germer toutes les graines dans un rayon de 8<sup>mm</sup> et celles qui sont tout à fait inactives.

CHVETZ-ZAVGORODNY (33) et BARTZINSKY (6) ont réussi à faire germer les graines d'*Orobanche cumana*, parasite du Tournesol, en présence d'extraits de racines convenablement dilués, bouillis ou non. La germination des graines d'*Orobanche cumana* est donc subordonnée à l'existence dans le milieu, non pas d'une racine vivante ou d'une

diastase, mais d'une simple substance chimique que l'on peut extraire des racines par pression. Les résultats obtenus avec l'*Orobanche speciosa* impliquent alors que les racines des Phanérogames laissent diffuser autour d'elles des quantités très variables de cette substance. D'autre part, cette substance, dont la nature n'est pas connue, agit de façon spécifique sur les graines des différentes espèces d'Orobanches, faisant germer les unes et n'influençant pas les autres. Ainsi les racines de l'*Oxalis cernua* font germer les graines du *Phelipaea Muteli* et non celles de l'*Orobanche speciosa*.

Mais des graines d'Orobanche peuvent germer en l'absence de toute racine vivante. Leur proportion est seulement excessivement faible. Le fait a été constaté pour deux espèces d'*Orobanche* dans des conditions de milieu tout à fait différentes. CAPPELLETTI (19) a signalé la germination des graines de l'*Orobanche gracilis* sur un extrait de terreau gélosé, dans la proportion de 1 pour 3.000 ou 4.000 et même moins. Entre deux feuilles de papier filtre, dans du sable, les graines de l'*Orobanche speciosa* germent dans une proportion dont l'ordre de grandeur est le même (23). A moins d'admettre qu'il y a, pour chaque espèce d'Orobanche, deux sortes de graines, ce fait implique l'existence dans le sable ou dans le terreau d'une très petite quantité des diverses substances qui déclenchent le développement de l'embryon des graines.

Les graines de *Lathraea* se comportent comme les graines d'*Orobanche*. HEINRICHER en effet a montré d'une part (63) qu'elles germent bien au voisinage des racines d'une plante-hôte. CHEMIN (31), d'autre part, a établi qu'elles germent aussi en l'absence de toute racine. HEINRICHER lui-même a d'ailleurs observé dans ces conditions des débuts de germination (2 graines sur 104).

La formation des suçoirs sur les racines des hémiparasites se présente dans les mêmes conditions. L'influence prépondérante des racines des plantes-hôtes a été admise par tous les auteurs qui se sont préoccupés de cette question. La formation de suçoirs en l'absence de toute racine, observée chez beaucoup d'espèces, s'expliquerait alors de la même façon que la germination des graines d'Orobanche en l'absence de racine.

Ce rapprochement, qui ne semble jamais avoir été fait, a l'avantage de fournir une explication simple à une anomalie qui a préoccupé de nombreux botanistes. Il s'agit du cas des graines des plantes parasites dont la germination est influencée par la présence de racines déterminées (*Orobanchées*, *Lathraea*, *Tozzia*, etc.). L'embryon de ces graines donne directement un suçoir. Au point de vue physiologique, leur germination doit donc être assimilée à la formation d'un suçoir; elle est, par conséquent, soumise aux mêmes exigences. Les graines des

plantes parasites dont la plantule est capable d'une vie indépendante même très limitée se comportent au contraire comme des graines ordinaires. Tous les faits actuellement connus se rangent dans le cadre de cette interprétation.

## ROLE DES SUÇOIRS

Par leurs vaisseaux du bois, les suçoirs du *Thesium humile* établissent une communication directe entre l'hôte et le parasite. Cette liaison implique nécessairement le libre passage des solutions salines qui circulent dans les vaisseaux du bois. Aucune sélection ne peut s'exercer à ce niveau, puisque la communication se fait sans interposition de cellules vivantes. Les données physiologiques s'accordent en effet exactement avec ces données anatomiques.

## EAU

Le passage de l'eau de la plante-hôte vers le parasite est certain.

Un pied de *Thesium humile* en pleine végétation est arraché avec précaution pour en respecter les principales ramifications du système racinaire. Séparé de son hôte, il est placé sur un ballon, ses racines plongeant dans l'eau. En moins d'une heure, au laboratoire, la plante se fane visiblement. L'extrémité de ses tiges s'incline vers le sol. Dans les mêmes conditions, le pied de *Medicago ciliaris* sur lequel étaient fixés ses suçoirs et qui a été arraché avec lui, garde sa turgescence normale, même au soleil. Les racines du *Thesium humile* se montrent donc incapables d'absorber assez d'eau pour compenser dans ces conditions les pertes dues à la transpiration. Cette incapacité est assurément liée à l'absence presque totale de poils absorbants. Il est possible aussi que la perméabilité de la membrane protoplasmique des cellules de la racine soit en jeu. De toute façon, les suçoirs pallient cette déficience, et c'est là l'un de leurs rôles indéniables.

HEINRICHER (53 à 58) et KOSTYTSCHEW (88) ont établi que les Rhinanthacées, séparées de leur hôte, se fanent aussi très rapidement, peut-être en raison d'une transpiration particulièrement active (SEEGER, cité par KOSTYTSCHEW). Le comportement du *Thesium humile* n'est donc pas exceptionnel et il serait celui de beaucoup d'hémiparasites.

## ALIMENTS MINÉRAUX

Avec l'eau, le parasite prend nécessairement les matières minérales en dissolution dans la sève brute. Cette affirmation comporte une

démonstration nette : on la trouve dans l'étude de la silice dont la présence dans les feuilles du *Thesium* est liée à la nature de la plante-hôte (voir p. 9 et Pl. IX, fig. 4 à 6 et fig. 9).

On a depuis longtemps montré que la teneur d'un parasite en matières minérales était totalement différente de celle de l'hôte. Il ne saurait en être autrement, sous peine d'enlever au parasite toute individualité. Quant à la différence de composition chimique des cendres d'un même parasite suivant la nature de ses hôtes (109), elle a la même signification biologique que la différence de composition chimique des rendies d'une même plante suivant les sols dans lesquels elle pousse. L'accumulation de silice dans les feuilles du *Thesium humile* parasite sur du Blé ne revêt une importance particulière que parce qu'il s'agit d'une substance physiologiquement inutile, du moins aux doses massives auxquelles on la rencontre.

**TABLEAU 17**  
**TENEUR DES FEUILLES EN SILICE**

(Analyse de M. MAINGONNAT)

|                                                                    | Feuilles de plante parasite sur |                                 |
|--------------------------------------------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|
|                                                                    | Blé                             | Medicago sp.<br>(M. ciliaris ?) |
| Cendres, p. 100 du poids sec. ....                                 | 34,5.....                       | 14,3                            |
| Silice, p. 100 des cendres.....                                    | 65.....                         | 8,3                             |
| Silice, p. 100 des cendres silice déduite.....                     | 185,6.....                      | 9,1                             |
| Silice, p. 100 du poids sec. ....                                  | 22,4.....                       | 1,2                             |
| Cendres silice déduite, p. 100 du poids<br>sec.....                | 12,1.....                       | 13,1                            |
| Cendres silice déduite, p. 100 du poids<br>sec silice déduite..... | 15,5.....                       | 13,3                            |

Ces chiffres montrent de façon nette que, dans le *Thesium* parasite du Blé, la silice se surajoute purement et simplement aux autres éléments minéraux des cendres dont la teneur est presque la même dans les deux échantillons (13,3 et 15,5 %). Elle ne peut donc représenter, d'après l'analyse chimique, qu'une matière inerte, indépendante de la matière vivante. Et c'est bien en effet ainsi qu'elle apparaît au microscope, sous forme de concrétions intercellulaires. On ne peut expliquer une telle accumulation de silice dans les feuilles du *Thesium* parasite du Blé qu'en admettant que la sève brute circulant

dans les vaisseaux du bois des racines de l'hôte passe intégralement dans les vaisseaux du parasite. La silice qu'elle contient en dissolution, physiologiquement inutile, est excrétée dans les méats où elle s'accumule. Le phénomène ne se produit naturellement pas lorsque les suçoirs sont fixés sur des racines de Légumineuses, plantes qui absorbent relativement très peu de silice. Union directe des vaisseaux du bois et accumulation de silice sont donc deux preuves anatomiques concordantes du passage de la sève brute de l'hôte vers le parasite par l'intermédiaire des suçoirs.

### ALIMENTS ORGANIQUES

Le *Thesium humile* tire-t-il de son hôte une partie de sa nutrition carbonée ? Il est très difficile de donner une réponse précise à cette question qui touche à un domaine trop vaste. Mais l'observation et l'expérience fournissent pourtant sur ce sujet des renseignements importants.

Les suçoirs du *Thesium humile*, comme d'ailleurs ceux de tous les hémiparasites, ne possèdent pas de tubes criblés. Ces derniers existent par contre dans les suçoirs des Cuscutées (93). On est donc tenté de conclure, avec PIERCE (112), que les hémiparasites ne peuvent tirer de leurs hôtes que de l'eau et des matières minérales. Mais il est bien établi aujourd'hui que les suçoirs de certains parasites non chlorophylliens sont, eux aussi, dépourvus de vrai liber. Les suçoirs du *Lathraea clandestina* (30, 44) et ceux du *Cytinus hypocistis* (44) sont dans ce cas. Puisque ces végétaux hétérotrophes prennent nécessairement leurs aliments carbonés à leurs hôtes, l'absence de tubes criblés dans les suçoirs n'a pas la signification biologique que supposait PIERCE.

FRAYSSE (44) a montré que les suçoirs des hémiparasites qu'il a étudiés (*Osyris alba*, *Odontites rubra*, *Euphrasia officinalis*) digèrent à leur voisinage l'amidon de la racine parasitée. Il montre d'autre part que leurs suçoirs renferment des sucres réducteurs. De l'ensemble de ses recherches, il conclut que ces hémiparasites prélèvent des aliments carbonés dans les racines de leur hôte. Ce serait même là le rôle essentiel des suçoirs de l'*Euphrasia officinalis*.

Faute d'avoir observé les suçoirs du *Thesium humile* sur des racines riches en réserves amylacées, la digestion de l'amidon à distance n'a pu être mise en évidence. Mais la digestion complète des tissus de la racine nourricière par le cône de pénétration du suçoir libre naturellement des matières organiques tertiaires ou quaternaires que le suçoir utilise sans nul doute. Un tel phénomène ne peut avoir pourtant qu'une portée très limitée. Il n'est pas de nature à faire passer

dans le parasite des matériaux organiques en quantité appréciable, supérieure à celle qui est nécessaire sur place à la formation du cône de pénétration lui-même.

En étudiant l'assimilation chlorophyllienne des hémiparasites, BONNIER (12) est arrivé à la conclusion que l'intensité de cette assimilation varie beaucoup suivant les espèces. Pour cet auteur, le groupe des hémiparasites renferme donc des végétaux qui forment, à des degrés divers, la transition entre les autotrophes et les hétérotrophes. Cette conclusion n'a pas été adoptée par HEINRICHER. Les Rhinanthacées auxquelles il a consacré des mémoires importants (53, 54, 55, 56, 57, 58, 61) exigent toutes, pour se développer, un bon éclaircissement. Elles ne supportent pas l'ombre. D'autre part, dans leurs feuilles, la formation et la migration de l'amidon suivent les mêmes règles que dans les feuilles des végétaux verts non parasites. Il en conclut que ces hémiparasites sont aussi des végétaux autotrophes.

En mesurant directement l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne, KOSTYTSCHEW (87, 88) arrive à la même conclusion. Pour lui, comme pour HEINRICHER, les résultats expérimentaux de BONNIER ont été modifiés par la rapidité avec laquelle se fanent les organes verts des hémiparasites. Les recherches de KOSTYTSCHEW établissent que l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne des hémiparasites est du même ordre de grandeur que celle des plantes vertes ordinaires. Comme rien ne permet de supposer que leurs besoins en matières organiques sont supérieurs, ils sont donc capables de se suffire. Si donc le parenchyme des suçoirs permet le passage des matières organiques solubles, cette migration doit s'effectuer indifféremment dans un sens ou dans l'autre.

Les cellules du parenchyme des feuilles du *Thesium humile* renferment de nombreux chloroplastes d'aspect normal. A la lumière, des grains d'amidon se forment dans ces chloroplastes (Pl. IX, fig. 7). Le phénomène est identique à celui qu'on observe dans les feuilles d'une plante verte quelconque. L'amidon disparaît rapidement lorsque le parasite et son hôte sont mis simultanément à l'obscurité. Il ne reparaît pas tant que le *Thesium humile* reste à l'obscurité, même si l'hôte est à nouveau placé à la lumière.

Le 23 avril, à 15 heures, on met dans une chambre noire deux pots avec du *Thesium*, parasite sur Fève dans l'un, sur Blé dans l'autre. Les chloroplastes sont à ce moment riches en grains d'amidon (Pl. IX, fig. 7). Décolorées par l'alcool et plongées dans de l'eau iodourée, les feuilles prennent une coloration gris foncé. Après 16 heures de séjour à l'obscurité, les feuilles du *Thesium humile* ne renferment déjà plus d'amidon (Pl. IX, fig. 8). Les pots sont pourtant conservés pendant 66 heures dans la chambre noire. Ils sont

remis en pleine lumière (ciel nuageux avec belles éclaircies) le 26 à 9 heures. Dans chacun d'eux, une plante de *Thesium* est maintenue à l'obscurité sous une boîte métallique. Le même jour, à 16 h., soit après 7 heures d'éclairement, l'amidon a reparu dans le *Thesium* dont les feuilles, décolorées et traitées par l'eau iodo-iodurée, prennent déjà une teinte gris clair. Le 27, à 9 heures, la teneur des chloroplastes en amidon est redevenue normale. Les pieds restés à l'obscurité ne renferment pas d'amidon le 30, bien que leur hôte soit placé dans des conditions normales depuis quatre jours.

Pourtant, l'hôte restant éclairé, l'amidon ne disparaît que lentement des pieds du *Thesium* placés à l'obscurité.

Le 25 avril, à 16 heures, deux plantes de *Thesium* (l'une parasite sur *Medicago sp.*, l'autre sur Blé) dont les chloroplastes sont riches en amidon, sont mises seules à l'obscurité sous une boîte métallique. Après 24 heures, leurs feuilles renferment encore beaucoup d'amidon; colorées par l'eau iodo-iodurée, elles prennent une teinte gris foncé. Un rameau du pied de Luzerne qui constitue l'hôte de l'un des *Thesium*, placé à l'obscurité dans les mêmes conditions, ne renferme déjà plus d'amidon. Après 65 h. de séjour à l'obscurité, les feuilles du *Thesium* prennent encore une teinte grise, après coloration de l'amidon par l'iode. Leur teneur en amidon a seulement beaucoup diminué. Dans un autre essai tout à fait comparable, la disparition de l'amidon était complète au bout du même temps.

L'évolution de l'amidon dans les feuilles du *Thesium humile* se présente donc bien avec quelques particularités difficiles à interpréter. Mais les chloroplastes de cet hémiparasite se révèlent normalement capables de fabriquer de l'amidon à la lumière, au même titre que ceux des plantes autotrophes. Le *Thesium humile* se comporte donc comme les hémiparasites étudiés par HEINRICHER et par KOSTYTSCHEW. Les conclusions auxquelles sont arrivés ces auteurs lui sont donc applicables.

Comme les Rhinanthacées, le *Thesium humile* est aussi une plante héliophile qui exige, pour se développer, l'éclairement solaire direct. Dominé par une céréale vigoureuse, le parasite s'étiole (Pl. III, fig. 2). Ses feuilles s'affinent; ses tiges s'allongent et restent grêles. Il graine peu ou pas du tout. Sous une ombre épaisse, dans le feuillage dense du *Myoporum insulare* par ex., les plantes meurent en quelques jours, même si l'hôte reste en pleine lumière. A l'obscurité complète, le *Thesium humile* s'étiole et dépérit beaucoup plus vite que la plupart de ses plantes nourricières.

Mais, malgré toutes ces données concordantes, on ne peut pas conclure que la nutrition carbonée du parasite est complètement indépendante de l'hôte. Les phénomènes physiologiques de la nutrition

sont trop complexes pour que l'une des fonctions de la plante puisse être envisagée en dehors de toutes les autres. Quelques faits caractéristiques le démontrent.

En s'inspirant des méthodes employées par MAZÉ, par LAURENT et surtout par COMBES (35, 36), des essais de culture aseptique du *Thesium humile* ont été tentés. La composition des solutions employées était la suivante (MOLLIARD, 102) :

| Solution A                               |     | Solution B               |      |
|------------------------------------------|-----|--------------------------|------|
| Eau .....                                | 350 | Eau .....                | 350  |
| (NO <sub>3</sub> ) <sup>2</sup> Ca ..... | 40  | SO <sup>4</sup> Mg ..... | 20,5 |
| PO <sup>4</sup> KH <sup>2</sup> .....    | 10  |                          |      |
| NO <sup>3</sup> K.....                   | 10  |                          |      |
| CLK .....                                | 5   |                          |      |

*Solution minérale définitive* : 20 A + 20 B + 0,5 solution diluée de perchlorure de fer + 800 eau.

*Solution sucrée définitive* : 800 cc. de solution minérale définitive + 10 gr. de glucose Massee.

Dans des ballons de 2 l., sur solution minérale comme sur solution sucrée, des plantules de *Thesium humile* sont restées pendant plusieurs mois à l'état stationnaire, réduites à leurs deux feuilles cotylédonaire. En réalisant des conditions de milieu plus normales, les feuilles cotylédonaire à l'air libre et les racines dans du sable imprégné de solution nutritive, les plantules ne se sont pas mieux développées que dans la nature en l'absence absolue de plante nourricière. Les chloroplastes de pareilles plantules ne renferment que peu ou pas d'amidon, et, progressivement, les feuilles jaunissent. Certaines plantes ont été conservées ainsi plus de deux mois sans intervention secondaire de micro-organismes.

GAUTIER (47) avait également échoué dans ses essais de culture du *Melampyrum pratense* sur solutions nutritives. Ces hémiparasites, comme certains champignons, ne peuvent donc se développer qu'en parasites, dans l'état actuel de la technique des cultures tout au moins.

L'interprétation la plus simple et en même temps la plus vraisemblable de la nécessité du parasitisme de ces plantes a été fournie par HEINRICHER. Pour lui, les racines ne peuvent pas puiser directement dans le sol les sels de fer indispensables à la formation de la chlorophylle. Le parasite tire nécessairement ces sels de fer de son hôte, par l'intermédiaire de ses suçoirs. La chlorose des plantules privées de plantes nourricières est plus ou moins rapide, suivant leur richesse

initiale en fer. Enfin, dans le cas d'autoparasitisme entre plantules sans plante-hôte, les réserves de fer de toutes les plantules se concentreraient dans quelques-unes, qui pourraient ainsi poursuivre seules leur développement.

Si rien ne s'oppose à appliquer cette explication au cas du *Thesium humile*, il faut pourtant ajouter que des phénomènes d'une nature tout à fait différente peuvent également être en jeu.

Le 5 avril, dans une dizaine de pots renfermant des plantes de *Thesium humile* en plein développement, on coupe au ras de sol les organes aériens du Blé qui sert de plante nourricière. Ces plantes de Blé ont, les unes quatre mois et demi, les autres deux mois seulement. Les suçoirs sont partout nombreux et bien développés. Le parasite poursuit son développement. Il fleurit. Mais l'amande ne se forme dans aucune des graines, qui restent toutes vides. Dans les pots conservés comme témoins, la fructification est par contre normale.

Les organes aériens de la plante-hôte sont donc nécessaires au développement du parasite. Les suçoirs ne réalisent pas une véritable greffe qui permette au parasite de vivre à l'aide du seul système racinaire de son hôte. On peut évidemment supposer que, faute d'aliments organiques, les racines de l'hôte dépérissent. Mais on peut se demander aussi si l'hôte ne fabrique pas dans ses organes verts des substances organiques autres que des matières hydrocarbonées dont le parasite ne peut faire lui-même la synthèse, bien que sa fonction chlorophyllienne s'exerce normalement. On pense alors naturellement aux substances de croissance dont la rhizocaline constitue un exemple particulièrement démonstratif (BOUILLENNE et WENT, 14). C'est un aspect nouveau de la biologie des hémiparasites qui se trouve ainsi posé par ces essais.

### CONSEQUENCES DU PARASITISME POUR L'HÔTE

Dans les terres pauvres où se développe le *Thesium humile*, la présence du parasite se traduit par un arrêt de développement des céréales qui servent de plantes nourricières. Là où le parasite est abondant, la céréale n'arrive même pas à épier et elle dépérit progressivement à partir du mois d'avril.

Une plante vigoureuse, en terre fertile, est pourtant peu gênée par le *Thesium humile*. A la suite d'un détuillage, par exemple, on peut voir des céréales très drues à l'ombre desquelles ont persisté de nombreuses plantes étiolées de *Thesium humile*. Les résultats sont les mêmes dans les essais en pot où le parasite peut poursuivre son développement sans être gêné par l'ombre de son hôte.

Des cultures de *Thesium humile* ont été faites en pot, en présence de Blé. Chaque pot était rempli d'une quantité déterminée d'un terreau bien homogène. En mai, on a déterminé le nombre de pieds de *Thesium* dans chaque pot, ainsi que le poids des organes aériens du Blé et du *Thesium*, après dessiccation à l'air libre. Les résultats sont réunis dans le tableau 18, p. 91.

On trouve donc, sur des pieds de Blé vigoureux, beaucoup ou peu de *Thesium* (n<sup>os</sup> 1 et 2 d'un côté, 3 et 4 de l'autre). De même, le développement du Blé peut être faible quelle que soit l'abondance du *Thesium* (comparer les n<sup>os</sup> 24 et 28 aux n<sup>os</sup> 19 et 21). Enfin, le développement du *Thesium* a été bon aussi bien dans les pots où le Blé était vigoureux que dans d'autres où il est resté chétif. (Comparer les n<sup>os</sup> 1 et 2 aux n<sup>os</sup> 24 et 28.)

Ces résultats sont faciles à interpréter. Sur terreau, en pot, le Blé dispose à volonté d'eau (arrosage suivant les nécessités) et d'éléments nutritifs. Les irrégularités dans son développement tiennent à des causes fortuites (irrégularités à la levée, dégâts dus au vent, etc.). Dans la nature, dans les terres pauvres qui sont le domaine d'élection du *Thesium humile*, les ressources en aliments minéraux et en eau sont limitées. Elles sont insuffisantes pour permettre un développement normal du Blé seul.

Par exemple, dans une culture de Blé en terre tulleuse infestée par le *Thesium humile*, les plantules du parasite sont détruites dès leur levée avec une solution d'acide sulfurique (désherbage sélectif des céréales par la méthode RABATÉ, 22, 115). Un peu plus tard, les pieds de *Thesium* qui persistent sont arrachés à la main. Dans ces conditions, le parasite n'a pu exercer aucune action sur le développement du Blé. Malgré tout, ce dernier est resté chétif. Le rendement de la parcelle traitée pouvait être estimé dans son ensemble à 3 q. à l'ha. Le Blé avait par contre disparu complètement dans les parties témoin où le *Thesium* était abondant.

On se trouve en somme en présence d'un cas limite où la pénurie d'eau joue le rôle essentiel. En enlevant au Blé une partie seulement de l'eau que ce dernier ne trouve dans le sol qu'en quantité limitée, le parasite arrête le développement de son hôte, qui dépérit le premier. Le *Thesium* se dessèche d'ailleurs bientôt après, sans même arriver à mûrir ses graines là où le tuf est trop superficiel.

## RELATIONS ENTRE LE PARASITE ET LE MILIEU

Le *Thesium humile* pousse dans des terres de nature très variable, mais que rapproche un caractère commun essentiel : leur manque de

**TABLEAU 18**

INFLUENCE DU *THESIMUM* SUR LE DEVELOPPEMENT DU BLÉ

| N° d'ordre | Poids du blé<br>(en grammes) | Nombre de plantes<br>de Thesium | Poids du Thesium<br>(en grammes) |
|------------|------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|
| 1.....     | 18                           | 5                               | 2,2                              |
| 2.....     | 16,7                         | 8                               | 2,5                              |
| 3.....     | 14,3                         | 1                               | 0,5                              |
| 4.....     | 13,8                         | 1                               | 0,5                              |
| 5.....     | 13                           | 0                               | 0                                |
| 6.....     | 12,8                         | 3                               | 0,9                              |
| 7.....     | 12,7                         | 1                               | 0,7                              |
| 8.....     | 12,6                         | 1                               | 0,8                              |
| 9.....     | 11,6                         | 1                               | 0,6                              |
| 10.....    | 11,5                         | 2                               | 1,4                              |
| 11.....    | 11                           | 0                               | 0                                |
| 12.....    | 10,8                         | 1                               | 0,6                              |
| 13.....    | 10,7                         | 0                               | 0                                |
| 14.....    | 10                           | 3                               | 1                                |
| 15.....    | 10                           | 2                               | 0,9                              |
| 16.....    | 10                           | 1                               | 1,5                              |
| 17.....    | 9,2                          | 3                               | 2,5                              |
| 18.....    | 9                            | 2                               | 1,5                              |
| 19.....    | 9                            | 1                               | 0,5                              |
| 20.....    | 8,9                          | 3                               | 1,7                              |
| 21.....    | 8,7                          | 1                               | 0,5                              |
| 22.....    | 8,6                          | 3                               | 1                                |
| 23.....    | 8,6                          | 2                               | 1,6                              |
| 24.....    | 8,5                          | 4                               | 2,8                              |
| 25.....    | 8,5                          | 3                               | 2                                |
| 26.....    | 8,5                          | 3                               | 1,4                              |
| 27.....    | 8,5                          | 2                               | 0,8                              |
| 28.....    | 8,2                          | 1                               | 2,2                              |
| 29.....    | 8                            | 2                               | 1,4                              |
| 30.....    | 7,8                          | 2                               | 2,3                              |

fertilité. Ce sont soit des terres tuffeuses (terres à croûtes des classifications pédologiques), soit des terres sablonneuses. Comme, de plus, ce parasite se trouve sur des plantes-hôtes de nature variée, il ne fait pas partie d'une association végétale définie. On le rencontre comme « indifférente » dans les associations végétales des terres pauvres.

Le *Thesium humile* est confiné dans les terres pauvres par l'effet combiné de son héliophilie très accusée et de la lenteur de son développement hivernal. Dans les terres de fertilité normale, les plantes cultivées ou spontanées à développement hivernal rapide et vigoureux dominent de bonne heure ses plantules et les privent de lumière, les « étouffent », suivant l'expression en usage dans les milieux agricoles et à laquelle il ne faut pas donner son sens littéral. Cette influence du milieu, que la biologie du parasite permet de prévoir, apparaît avec une netteté frappante dans les terres tuffeuses infestées, après enlèvement du tuf (voir p. 99). Dans la céréale qui suit, on assiste encore à une levée massive de *Thesium*, le sol étant riche en graines. Mais beaucoup de plantules mal éclairées dépérissent peu de temps après leur levée. Celles qui persistent ne donnent que des plantes étiolées qui souvent ne graine pas, dominées par la céréale vigoureuse. Le parasite ne peut plus se maintenir dans ce nouveau milieu. HEINRICHER (60) a montré que, pour les mêmes raisons, le *Melampyrum arvense* se comporte de façon identique dans les céréales drues.

En terre pauvre, au contraire, les plantes cultivées ou spontanées sont limitées dans leur développement par le manque d'eau et d'aliments minéraux. La végétation n'arrive pas à couvrir le sol. Des vides subsistent dont profitent les plantules du *Thesium*. Bientôt, le parasite prend à ses hôtes au moins de l'eau et des aliments minéraux. Il limite ainsi davantage leur développement. Il se développe d'autant mieux qu'il est bien éclairé, à la seule condition que ses hôtes ne succombent pas avant qu'il ne graine. Le sol est finalement abondammentensemencé en *Thesium* : le parasite trouve là des conditions de milieu très favorables à son maintien.

En Tunisie, le *Thesium humile* se rencontre rarement dans les terres incultes. Il n'y apparaît le plus souvent que comme échappé des cultures de céréales. Pourtant, l'espèce existe bien à l'état endémique en Afrique du Nord, sans y avoir été introduite par l'homme. JAHANDIEZ et MAIRE (76) la signalent au Maroc dans les peuplements de *Callitris quadrivalvis*. Dans le Centre Tunisien, on en trouve quelques rares peuplements sur des coteaux tuffeux arides qui représentent certainement des stations primitives. Elle croît également dans les steppes sableuses du Sud Tunisien (région de Gabès par ex.). Il faut donc la considérer comme une plante de certaines terres incultes qui

a trouvé dans les cultures de céréales en terrain maigre des conditions de milieu éminemment favorables à son développement.

On peut être surpris de la rareté du *Thesium humile* dans le Nord de la Tunisie, sur les terres incultes pauvres occupées par des associations végétales qui permettraient son maintien (association du Romarin par ex.). Il n'y apparaît en effet qu'à titre exceptionnel, à la suite d'apports de graines à partir des terres à céréales envahies et il ne s'y maintient pas. La raison est simple : cette plante herbacée annuelle ne résiste pas au pâturage. Recherchée par tous les animaux (mouton et chèvre particulièrement), elle disparaît des terres où paissent librement des troupeaux. Éliminé des terres fertiles, cultivées ou incultes, par les espèces à développement hivernal rapide qui les occupent, détruit dans les terres maigres incultes pâturées par les troupeaux, le *Thesium humile* se trouve ainsi relégué presque exclusivement dans les terres à céréales pauvres, d'où l'homme cherche maintenant à le chasser à son tour. Comme il peut aisément y parvenir, on voit qu'il s'agit en fin de compte d'une espèce mal armée pour la lutte pour la vie.

## MALADIES

Les parasites, animaux et végétaux, du *Thesium humile* sont peu nombreux. En particulier, OUDEMANS ne signale aucun champignon parasite de cette espèce. Pourtant, en Tunisie, la seule maladie du *Thesium humile* qui ait été observée est une affection cryptogamique du collet, de la base des tiges et des feuilles inférieures de la plante (Pl. IV, fig. 3). Les tissus atteints sont recouverts par une fine croûte grisâtre très adhérente, ponctuée de noir. Les feuilles attaquées se dessèchent, mais les tiges restent vivantes et continuent encore à alimenter l'ensemble de la plante. La circulation de la sève est cependant ralentie et, en général, les pieds dont le collet et la base des tiges sont noirs se dessèchent prématurément sans mûrir leurs graines.

Les tissus envahis sont infiltrés de filaments mycéliens, particulièrement abondants dans le parenchyme des feuilles et dans l'écorce des tiges. A la surface de ces tissus, le parenchyme forme un véritable stroma (Pl. XVIII, fig. 2). Dans ce lacis de filaments mycéliens bruns sont logés des filots de pseudoparenchyme qui représentent des périthèces immatures. En conservant en plein air des tiges de *Thesium* attaquées, on peut trouver des périthèces mûrs au cours de l'hiver suivant (Pl. XVIII, fig. 4). Les ascospores, qui représentent la seule forme de fructification du parasite, assurent donc l'infection des jeunes plantules de *Thesium* pendant l'hiver et au début du printemps.

Les périthèces, inclus dans le lacis de filaments mycéliens dans

lequel ils ont pris naissance, pourvus d'un ostiole sans col, renferment des asques sans paraphyses. Les ascospores, hyalines et bicellulaires, mesurent  $13 \times 2,5-3 \mu$  (Pl. XVIII, fig. 3). C'est donc d'un *Sphaerella* rappelant beaucoup par ses caractères microscopiques le *Sphaerella Thesii* que SCHRÖTER (124) a décrit comme parasite du *Thesium intermedium* en Yougoslavie. Les ascospores de cette espèce sont bien un peu plus larges ( $12-14 \times 4,5 \mu$ ), mais la différence ne paraît pas suffisante pour justifier à elle seule la séparation spécifique de ces deux parasites. D'autant plus que FERRARI a déjà rapporté à cette même espèce, en en faisant seulement une variété (*Sphaerella Thesii* var. *pedemontana*) un parasite du *Thesium linophyllum* en Italie, dont les spores sont nettement plus grandes que celles du type décrit par SCHRÖTER ( $15-18 \times 5-6 \mu$ ). L'agent de la maladie du *Thesium humile* est donc rapporté à l'espèce *Sphaerella Thesii* Schröter.

Dans de nombreux peuplements de *Thesium humile*, ce parasite cause des attaques généralisées au point que, en mai, sur des surfaces importantes (de l'ordre de 1 hectare), toutes les plantes ou presque se dessèchent sans mûrir leurs graines. La couleur noire de la base de leur tige attire tout de suite l'attention. Cette généralisation de la maladie laisse supposer l'existence d'une forme de fructification imparfaite (pycnides ou fructifications conidiennes). Elle n'a pourtant pas pu être observée. Le parasite se conserve pendant l'été, sur les tiges attaquées, sous forme de périthèces immatures qui forment et libèrent leurs ascospores au cours de l'hiver suivant. Le développement du *Thesium humile* par taches crée des conditions qui permettent des infections généralisées aux dépens des seules ascospores.

*Sphaerella Thesii* est, pour le *Thesium humile*, un parasite redoutable, susceptible d'entraver sérieusement le développement de l'espèce. Il ne semble pas arriver pourtant à la faire disparaître, même dans les taches où il est généralisé. Quelques plantes lui échappent toujours, et grainent. Son intervention est cependant avantageuse au point de vue agricole et, à priori, on pourrait songer à l'utiliser comme agent de lutte biologique contre cet hémiparasite. Mais la lutte par des méthodes indirectes donne, avec des moyens bien plus simples, des résultats bien meilleurs au point de vue agricole.

### IMPORTANCE AGRICOLE

Beaucoup d'hémiparasites ont tout d'abord attiré l'attention par les dégâts qu'ils causent dans les cultures. C'est le cas de plusieurs Rhinanthacées dans les champs de céréales et dans les prairies en Europe. Le *Striga coccinea* est depuis longtemps connu comme parasite dangereux du Maïs (89) et le *Striga hermonthica* nuit aux cultures de

Sorgho et de *Penicillaire* en Afrique tropicale (32). Le *Thesium humile* se classe lui aussi dans ce groupe des parasites des plantes cultivées et les dégâts qu'il cause dans les céréales en Afrique du Nord ont depuis longtemps préoccupé les milieux agricoles (135, 138).

Ce parasite polyphage se comporte, au point de vue agricole, comme un parasite exclusif des cultures de céréales. On le rencontre indifféremment dans le Blé tendre, le Blé dur, l'Orge et l'Avoine. Les premières phases du développement de la céréale sont tout à fait normales. La levée est régulière. Pendant l'hiver, l'examen superficiel du champ ne permet pas de distinguer l'emplacement des futures taches de *Thesium*. Seule l'observation attentive révèle l'existence de nombreuses plantules du parasite (Pl. VI, fig. 1). Mais les sucoirs sont encore rares et la céréale ne souffre pas de ce simple voisinage.

Le dépérissement par taches de la céréale ne devient apparent qu'à partir du mois d'avril. Sous l'effet combiné du parasite et du manque d'eau ou d'éléments nutritifs, le tallage est réduit, l'allongement des chaumes ralenti. En larges taches (plusieurs ares, parfois 1 hectare), au niveau desquelles le parasite est abondant, la céréale dépérit complètement (Pl. VI, fig. 2). Ces taches à *Thesium* se maintiennent d'année en année aux mêmes points et sont par conséquent tout à fait improductives. Elles coïncident toujours très exactement avec des zones de terrain peu fertiles. Ce sont soit des vallonements où les eaux de ruissellement déposent du sable, soit plus souvent des terres tuffeuses où la croûte de tuf ne laisse au-dessus d'elle qu'une faible couche de terre végétale, une vingtaine de centimètres au plus. La connaissance de la biologie du parasite permet de comprendre les raisons de cette localisation qui n'est pas fortuite. La présence du *Thesium* provoque le dépérissement complet de la céréale sur toute la surface des taches, mais, en l'absence du parasite, toutes choses égales d'ailleurs, les rendements traduisent la pauvreté du sol et sont au maximum de 4 ou 5 quintaux à l'hectare sur les mêmes points (voir p. 103). Sur l'ensemble d'une parcelle où le parasite se développe par larges taches, la diminution de rendement est importante au point de vue pratique; elle peut être telle que la culture de ces parcelles, à peine rémunératrice avant que le parasite n'en ait pris possession, devient impossible en présence du *Thesium*, la valeur brute de la récolte tombant au-dessous de son prix de revient.

Le Blé souffre plus que l'Orge. Cela ne signifie pas qu'il est moins résistant au parasite. Le parasitisme est le même pour ces deux céréales. Mais l'Orge est en général plus rustique que le Blé, plus apte à se contenter de terres médiocres ou pauvres. Elle domine par conséquent mieux le parasite et réagit moins à sa présence.

Bien que le *Thesium humile* se développe dans la presque totalité

du Bassin méditerranéen, il n'a été l'objet de doléances de la part des agriculteurs qu'en Algérie (125) et en Tunisie (138). En Tunisie, on le rencontre par places sur toute l'étendue du territoire, aussi bien dans les cultures de céréales du Nord que dans celles du Sud, aussi bien dans les régions littorales que loin de la mer, aussi bien dans les cultures indigènes que dans les cultures européennes. Les agriculteurs indigènes, sans soupçonner d'ailleurs son parasitisme, le considèrent comme l'indice de la stérilité du sol et la preuve de l'intérêt qu'ils lui portent en est fournie par la multiplicité des noms sous lesquels ils le désignent, suivant les régions (*Gonfa, Grenda, Ourchikina, Ouria, Nehla, Mellih*).

Dans les cultures européennes, le *Thesium humile* s'est naturellement développé là où il a trouvé des conditions de milieu favorables, et il a depuis longtemps préoccupé les colons. Mais les doléances à son sujet sont devenues beaucoup plus nombreuses au cours des dernières années. Les raisons en sont multiples. Tout d'abord, le *Thesium* a été peu à peu rendu responsable à juste titre de beaucoup de dépérissements des céréales par taches considérés à l'origine comme conséquence d'affleurements tuffeux. Mais, d'autre part, il y a eu en Tunisie une extension rapide des défrichements dans les terres occupées par l'association végétale du Romarin et par celle du Pin d'Alep, et on a livré aux céréales, après une préparation souvent insuffisante, des terres maigres très favorables au *Thesium*. De 1925 à 1930, ces défrichements ont porté dans leur ensemble sur près de 30.000 hectares par an. Les rendements fournis par ces terres tuffeuses récemment défrichées ont paru rémunérateurs à l'origine. Mais, envahies peu à peu par le *Thesium*, leur production est allée en diminuant. La baisse du prix du Blé au cours des dernières années a encore accentué le déséquilibre entre le prix de revient et le prix de vente pour les terres envahies par ce parasite et les agriculteurs ont eu ainsi tendance à surestimer son importance économique. Pour l'apprécier à sa vraie valeur, il est nécessaire de tenir compte du peu de fertilité des sols qu'il occupe.

## PROCEDES DE LUTTE

La question du *Thesium humile* place les agriculteurs devant deux problèmes bien distincts, suivant que leurs terres sont encore indemnes du parasite ou qu'elles sont déjà envahies.

### TERRES INDEMNES

Le rôle de l'agriculteur doit se borner dans ce cas à éviter l'introduction du parasite.

Les terres incultes ne sont en général pas envahies. Les défrichements sont donc, le plus souvent, indemnes; d'autre part, il existe beaucoup de champs de céréales où le parasite serait susceptible de se maintenir, mais où il n'a pas encore fait son apparition. Il est donc important de connaître ses modes de dissémination pour les déjouer.

Le seul agent de dissémination du *Thesium humile* est constitué par ses graines. Elles sont couramment véhiculées avec les semences des céréales récoltées, sur des terres envahies, à la moissonneuse-lieuse ou à la moissonneuse-batteuse. Il est donc prudent de veiller au nettoyage des semences originaires de ces terres. Les graines du *Thesium* sont nettement plus petites que les grains de Blé ou d'Orge. Leur élimination par un crible approprié ne présente donc aucune difficulté.

Les graines sont aussi couramment transportées par les animaux. Les moutons notamment pâturent le *Thesium humile*. Les graines mûres traversent le tube digestif de ces animaux sans perdre leur faculté germinative.

En mai 1932, on donne à manger à un jeune mouton gardé à l'étable des graines mûres de *Thesium humile* mélangées à une pâtée de son. On recherche les graines intactes qui ont traversé le tube digestif, on les sèche et on les conserve en tube jusqu'à l'automne. 60 de ces graines sont semées dans du sable en novembre. 23 germent dans le courant de l'hiver. En avril, par tamisage, on en retrouve 37; 4, visiblement encore en bon état, sont capables de germer et 33 sont manifestement mauvaises (amande pourrie ou inexistante). Comme on était parti de graines récoltées en vrac dont beaucoup sont mal formées, cet essai montre que, la plupart, sinon la totalité, des graines qui ne sont pas broyées par les dents ne sont pas touchées par les sucs digestifs.

En pâturent après la moisson les chaumes envahis par le *Thesium*, les animaux disséminent donc les graines avec leurs excréments. De nombreuses observations dans les champs viennent confirmer cette opinion. L'existence de pieds de *Thesium* épars dans les terres incultes, autour des champs de céréales envahis, s'explique en particulier de cette façon.

Ces apports très réduits de graines par la semence ou par les troupeaux ont une importance très différente suivant la nature du sol où ils se produisent. Si la terre est fertile, bien adaptée à la culture des céréales, ils sont sans danger. Les rares plantules qui en résulteront seront dominées dès l'hiver par la céréale vigoureuse et disparaîtront sans grainer. Les bonnes terres à céréale n'ont rien à craindre du *Thesium*, qui ne peut jamais y apparaître que de façon accidentelle et précaire.

Si, au contraire, la terre est tuffeuse ou sablonneuse par places, des apports de graines, même très réduits, sont à l'origine d'un envahissement rapide du sol par larges taches. Le mécanisme en est facile à imaginer. Soit une terre de coteau superficiellement défrichée, où des affleurements de tuf persistent sous forme de bancs irrégulièrement répartis. Supposons que la semence de Blé utilisée renferme quelques graines de *Thesium*. Ces graines vont être, au point de départ, uniformément réparties sur l'ensemble du champ. Quelques plantules en dérivent, régulièrement dissimulées. Là où la terre meuble est profonde, les plantules sont dominées par le Blé, qui se développe normalement en ces points. Elles disparaissent ou restent étiolées et ne grainent pas. Là où le tuf affleure au contraire, le Blé reste clair. Les plantules de *Thesium*, bien éclairées, se développent et grainent. Leurs graines tombent sur place au fur et à mesure de leur maturité. Dans la culture suivante, sans apport nouveau de graines de *Thesium*, les plantules du parasite n'apparaissent déjà que sur les affleurements tuffeux. Il suffit dans ces conditions de trois cultures successives de céréales pour que le *Thesium humile* prenne complètement possession des taches de tuf, y provoque le dépérissement complet de la céréale, les transforme en « taches à *Thesium* ». Les relations entre le tuf et le *Thesium* apparaissent ici avec netteté: elles montrent pourquoi les taches de *Thesium* coïncident si exactement avec les affleurements de tuf, quelle que soit la répartition initiale des graines du parasite. Les terres maigres sont donc toutes susceptibles d'être envahies, si différentes que soient les causes de leur manque de fertilité. Tout apport de graines de *Thesium* dans ces terres est dangereux; il est de nature à en proscrire rapidement la culture des céréales.

Il est d'autre part prudent de n'utiliser dans ces terres que l'assolement biennal : céréale-jachère cultivée. Cet assolement améliore la fertilité du sol et s'oppose à la multiplication rapide des mauvaises herbes annuelles dont se rapproche le *Thesium humile*. La culture des céréales deux ou plusieurs années consécutives sur le même terrain favorise en effet doublement le développement du parasite, en appauvrissant le sol d'une part et en permettant chaque année aux plantes de grainer d'autre part.

### TERRES INFESTÉES

Les résultats acquis dans l'étude de la biologie du *Thesium humile* permettent de déterminer très exactement les moyens à mettre en œuvre pour éliminer le parasite des terres qu'il infeste. Nous sommes en présence d'un cas précis où les procédés de lutte contre une mauvaise herbe peuvent être basés sur des données d'ordre biologique bien définies.

## Amélioration du sol

Puisque le *Thesium humile* est confiné nécessairement dans les terres pauvres, il suffit, pour le faire disparaître complètement et de façon définitive, d'améliorer de façon durable la fertilité du sol. De pareils changements profonds dans la flore, réalisés à l'aide de modifications du milieu, sont souvent utilisés en agriculture. BORTEL en a, dès 1889, montré tout l'intérêt à propos des prairies naturelles. Cette influence du milieu sur la flore domine d'ailleurs la phytosociologie dont l'agriculture applique souvent les données essentielles (KUHNHOLZ-LORDAT — Les méthodes actuelles de la géographie botanique ont-elles une portée pratique ? — 1 brochure, 11 p., 10 fig., Nîmes 1928).

Dans les terres tuffeuses, l'enlèvement du tuf est suffisant pour amener rapidement la disparition du *Thesium*. L'expérience en a été faite en 1932 dans le Nord de la Tunisie, à Sidi-Athman <sup>(1)</sup>. Une terre tuffeuse de coteau était envahie par le *Thesium* par très larges taches, au niveau desquelles le Blé n'arrivait pas à épier. Au cours de l'hiver 1932-1933, le sol est labouré à 40 cm. de profondeur avec une charrue à un seul soc, remorquée par un tracteur. Ce labour coûte à peine 50 francs de plus par hectare qu'un labour normal au trisoc. Il suffit presque partout pour soulever les blocs de tuf, qui sont ensuite cassés et enlevés à la main. La parcelle ainsi détuffée jusqu'à 40 cm. est ensemencée de bonne heure, à l'automne 1933, partie en Avoine, partie en Blé dur. Une fraction non détuffée est également ensemencée en Blé dur et présentait, à la récolte, l'aspect habituel des terres envahies par le *Thesium*. Par contre, dans la partie détuffée, la céréale s'est développée régulièrement partout. Sur les anciennes taches de tuf, un très grand nombre de plantes de *Thesium* sont apparues, preuve de l'abondance des graines dans le sol. Mais toutes ces plantes sont dominées par la céréale. Grêles, étiolées, elles ne grainent pas ou grainent peu. La céréale ne souffre pas de façon sensible de leur présence. Il est hors de doute que le parasite ne pourra pas se maintenir dans ce nouveau milieu, trop favorable à la céréale; d'autant plus que, avec l'assolement biennal utilisé, la jachère cultivée succède à la céréale. En 1935, au cours de l'année de jachère nue, les réserves du sol en graines du parasite vont s'épuiser et la fertilité du terrain va s'accroître encore.

A la suite du détuffage, la disparition du *Thesium humile* est donc beaucoup plus facile à obtenir que celle de la Ravenelle (*Raphanus*

---

(1) Je remercie vivement M. de BUYER de m'avoir permis de suivre les résultats de cette opération culturale effectuée sur sa propriété.

*Euphorbia*) ou de la Folle-Avoine (*Avena sterilis*). Ces dernières concurrencent en effet victorieusement des céréales drues, alors que le *Thesium humile*, bien que parasite, se laisse dominer par elles.

L'amélioration durable de la fertilité d'une terre sablonneuse donnerait naturellement les mêmes résultats. Au point de vue agricole, l'opération est beaucoup plus difficile. C'est ici le fumier ou les engrais verts qui peuvent utilement intervenir. Pour beaucoup d'agriculteurs, le fumier est en effet le remède spécifique contre le *Thesium humile*. Mais ce problème d'ordre agronomique sort du cadre du sujet.

### Assolement

Sans améliorer la fertilité du sol, on peut songer à faire disparaître le *Thesium humile* d'une terre infestée en empêchant les plantes de grainer pendant plusieurs années consécutives, jusqu'à ce que les réserves de graines que renferme le sol soient épuisées.

Dans les taches de *Thesium*, la terre renferme jusqu'à 2.000 graines par mètre carré. Ce nombre a été déterminé par la méthode de BRUNO et WEIL (16). Un échantillon de terre correspondant à une prise d'essai de surface déterminée (carré de 20×20 ou cylindre de 20 cm de diamètre, sur 20 ou 25 cm de profondeur) est tamisé sous un courant d'eau, sur un tamis à mailles de 1<sup>mm</sup>5 qui ne laissent pas passer les graines de *Thesium*. Le refus, après élimination des gros graviers, est versé dans une solution de nitrate de chaux de densité voisine de 1,3. Les particules minérales tombent au fond. Les graines et les débris organiques surnagent. Il est facile d'y choisir les graines de *Thesium* et de les compter.

Cette réserve importante de graines ne s'épuise naturellement pas au cours d'une seule année. Les essais en pot, effectués dans les conditions de milieu les plus favorables, donnent des germinations échelonnées sur deux ans. Dans le sol, la profondeur d'enfouissement intervient pour rendre la germination plus capricieuse encore. Aussi, la proportion des graines qui germent la première année est plutôt inférieure à 50 %. L'assolement biennal (jachère cultivée-céréale) ne suffit donc pas à faire régresser sensiblement le *Thesium humile* des terres qu'il infeste. La deuxième année, par contre, les téguments de toutes les graines sont déjà envahis par des champignons. Ils n'interviennent plus comme facteurs limitants de la germination. On peut admettre dans ces conditions que toutes les graines enterrées à moins de 10 centimètres de profondeur germent au cours de l'hiver, comme dans les essais en pot. Si les façons culturales ont maintenu les graines dans les couches superficielles du sol, un fort pourcentage d'entre elles germeront. Il n'en restera plus assez pour que, la troisième

année, le *Thesium* puisse provoquer le dépérissement de la céréale par taches.

En tenant compte des méthodes culturales utilisées en Tunisie, l'assolement qui s'impose pour arriver à ce résultat est le suivant :

#### Orge fourrage — Jachère — Céréale

Soit une terre cultivée en céréales et infestée par le *Thesium*. Tout de suite après la moisson, alors que les graines des mauvaises herbes sont encore à la surface du sol, on pratique l'incinération des chaumes. L'observation montre qu'une proportion importante des graines (*Thesium* notamment) est ainsi détruite par la chaleur. Le plus tôt possible après, une façon culturale légère incorpore les graines restantes aux couches superficielles du sol. De bonne heure, à l'automne, on sème de l'Orge destinée à être coupée en vert comme fourrage. Cette Orge est fauchée à la fin du mois de mars, au début du mois d'avril au plus tard, avant que les plantules du *Thesium* qu'elle nourrit aient formé leurs premières graines. Un labour effectué immédiatement après les détruit; il est alors trop tard pour que de nouvelles germinations se produisent. Le sol est maintenu ensuite en jachère cultivée pendant une vingtaine de mois. De novembre à mars, pendant toute la période hivernale favorable à la germination des graines du *Thesium*, on exécute une façon superficielle dès qu'une génération de plantules du parasite apparaît, pour la détruire et préparer une nouvelle levée. En dehors de cette période, on se contente de maintenir le sol propre par les façons aratoires habituelles. A la suite de cette longue jachère, on sème enfin un Blé rustique, qui couvre bien le sol même dans les terres de fertilité médiocre. Les plantes de *Thesium* qu'il nourrit encore en petit nombre sont trop disséminées pour gêner son développement. A partir de ce moment, le résultat acquis peut être conservé avec l'assolement biennal habituel : Jachère cultivée-Céréale. L'assolement triennal précédent ne mérite donc d'être utilisé qu'à titre tout à fait exceptionnel, pour approprier une terre infestée et permettre de revenir à l'assolement biennal, insuffisant à lui seul.

#### Dés herbants sélectifs

En conservant l'assolement biennal habituel : Jachère cultivée-Céréale, on peut faire disparaître le *Thesium humile* des terres infestées en utilisant régulièrement dans la Céréale un dés herbant sélectif. On désigne sous ce nom des substances chimiques toxiques pour les plantules d'un certain nombre de mauvaises herbes (Dicotylédones annuelles à germination épigée tout particulièrement), mais qui ne nuisent que de façon transitoire au développement des céréales. Le

type de ces désherbants sélectifs est représenté par l'acide sulfurique employé suivant la méthode mise au point par RABATÉ (115).

Les jeunes plantules du *Thesium humile*, aux stades de développement représentés par les fig. 1 et 2 et même encore par la fig. 3 de la Pl. II, sont définitivement détruites par la pulvérisation de 1.200 l. par hectare d'une solution à 12 % en volume d'acide sulfurique à 60° Baumé. Cette solution tue toutes les plantules de *Thesium* qui sont mouillées par elle, soit sur leur collet, soit au niveau de leur bourgeon terminal. Pratiquement, on supprime ainsi 95 % au moins des plantules, d'après différents essais qui ont été faits sur des parcelles de 1/3 d'hectare à plusieurs hectares (1).

Les feuilles de Blé mouillées par la solution sont tuées aussi. Mais le bourgeon terminal de la plante reste indemne parce qu'il est protégé par 3 ou 4 gaines de feuilles superposées et qu'il est en outre enterré à 1 cm. environ. La végétation du Blé, un moment arrêtée par le traitement, reprend bientôt. Le traitement n'a, par lui-même, aucune répercussion sur le rendement et il peut être utilisé pour lutter contre le *Thesium humile* au même titre qu'il l'est à l'heure actuelle pour lutter contre différentes mauvaises herbes des céréales.

Les huiles moyennes tirées de la distillation du goudron de houille, qui renferment les produits phénoliques de ce goudron, agissent sur les végétaux à la façon de l'acide sulfurique. Elles peuvent lui être substituées comme désherbants sélectifs.

Le *Thesium humile* est aussi remarquablement sensible à la toxicité du chlorate de soude (22). La pulvérisation de 1.200 l. par hectare d'une solution de chlorate de soude à 1 % détruit toutes les plantules de *Thesium* (état de développement des fig. 1 et 2 de la Pl. II). Le toxique est absorbé à la fois par les feuilles et par les racines. Son action est lente, mais très régulière, surtout si le sol est humide. Une solution à 0,5 % (0 gr. 6 de chlorate de soude par mètre carré de terrain) suffit déjà pour détruire des plantules de *Thesium* pourvues seulement de leurs deux feuilles cotylédonaire. Le chlorate de soude est beaucoup moins toxique pour les céréales (22, 45, 46). Pourtant, son action sur ces dernières est irrégulière. Elle varie avec la nature du sol, avec sa fertilité (le nitrate de chaux est un bon antitoxique vis-à-vis du chlorate de soude) et avec sa teneur en eau. Dans les terres pauvres où vit le *Thesium humile*, le Blé ne se relève qu'imparfaitement à la suite du traitement. Dans un essai qui a porté sur 1/3 d'hectare, le rendement de la parcelle traitée au chlorate restait

---

(1) Ces essais ont pu être faits grâce à la collaboration de MM. DELAFORTE, propriétaire à la Cébala-du-Mornag, et FOURCAUT frères, propriétaires à Bordj-el-Amri, que je suis heureux de remercier ici.

réduit à 1 q. 5 à l'hectare, alors qu'il atteignait 3 quintaux environ sur les parcelles traitées à l'acide sulfurique. Ce dernier chiffre donne le rendement maximum que peut fournir le sol considéré en l'absence de *Thesium*. Il fournit une idée précise du manque de fertilité de ce sol.

### Considérations économiques

Sans améliorer la fertilité du sol, on peut donc faire régresser le *Thesium humile* des terres qu'il infeste, au point de rendre ses dégâts pratiquement négligeables. Mais, soit qu'on ait pratiqué l'assolement triennal indiqué, soit qu'on utilise un désherbant sélectif, le parasite ne disparaît pas de façon absolue. On réalise artificiellement, entre la céréale et son parasite, une sorte d'état d'équilibre instable qui sera rompu à la moindre faute culturale : le *Thesium* reprendra à nouveau le dessus. C'est en somme, pour ces terres pauvres, une plante toujours prête à en prendre possession, en déjouant les mesures de défense de l'agriculteur. Ces mesures de défense nécessaires augmentent le prix de revient de la culture des céréales. Or, l'expérience montre que, même en l'absence du parasite, les rendements restent faibles. Ils ne dépassent pas 5 quintaux par hectare au niveau des taches où le Blé disparaît complètement en présence du *Thesium*. Sur l'ensemble d'une parcelle, l'augmentation de rendement qui résulte de la disparition du *Thesium* est fonction de la surface relative des taches. Elle est pratiquement de l'ordre de 2 à 4 quintaux à l'hectare. Au point de vue absolu, elle couvre largement les dépenses engagées pour lutter contre le *Thesium*. Mais les rendements de ces parcelles restent cependant trop faibles pour être rémunérateurs. La culture du Blé dans ces conditions ne paye plus. Au point de vue économique, les terres envahies par le *Thesium* ne peuvent plus, telles quelles, convenir à la culture des céréales. Les frais de leur culture, compte tenu des moyens à mettre en œuvre pour y faire régresser le parasite, dépassent la valeur brute de la récolte qu'elles sont capables de fournir, vu leur manque de fertilité. Si l'on veut y continuer la culture des céréales, il faut donc de toute nécessité en améliorer la fertilité de façon durable. La disparition du *Thesium* s'ensuit nécessairement. Si, par contre, on ne peut agir sur leur fertilité, il faut les abandonner au pâturage ou les consacrer aux cultures arbustives. Il n'y a pas d'autre alternative qui tienne compte à la fois des données techniques et des données économiques du problème. Il était intéressant de montrer en conclusion que le *Thesium humile* n'envahit en définitive que des terres mal adaptées à la culture des céréales ou mal préparées pour cette culture. Il met seulement l'agriculteur dans l'obligation de réparer sa faute initiale. Cette erreur agronomique fut souvent commise au cours des dernières années, lorsque la culture

des céréales était particulièrement rémunératrice. Elle est à l'origine de l'importance qu'a prise la question du *Thesium humile* dans beaucoup d'exploitations. Elle a rendu nécessaire la présente étude dont la conclusion agronomique est simple : les terres qui conviennent bien à la culture des céréales sont à l'abri des attaques du *Thesium humile*.

## RÉSUMÉ

### SYSTÉMATIQUE — MORPHOLOGIE ET ANATOMIE

Le *Thesium humile*, hémiparasite de la famille des Santalacées, est une plante annuelle du Bassin méditerranéen.

**Tiges et feuilles.** — Ses tiges sont herbacées; elles possèdent des formations secondaires libéro-ligneuses (Pl. III, fig. 1; Pl. IV, fig. 1; Pl. VII, fig. 1; Pl. XV, fig. 1).

Ses feuilles linéaires sont formées de parenchyme chlorophyllien sans tissu palissadique différencié (Pl. IV, fig. 2; Pl. VIII, fig. 1 à 5). Quand la plante vit en parasite sur des Graminées, ses feuilles renferment de très nombreuses concrétions intercellulaires de silice (Pl. IX, fig. 1 à 6 et fig. 9).

**Fleurs.** — Les fleurs naissent isolément à l'aisselle des feuilles, au-dessus de deux bractées opposées (Pl. IV, fig. 2 et Pl. X, fig. 1). Elles sont régulières, du type 5, apétales, à ovaire adhérent. L'ovaire renferme 3 ovules nus, pendants (Pl. X, fig. 2, 3, 5 et 6 et Pl. XI, fig. 3). Un seul des ovules est pourvu d'un sac embryonnaire, dont l'extrémité antérieure est complètement entourée par le nucelle (Pl. XI, fig. 1). Son extrémité postérieure, de bonne heure dépourvue d'antipodes, forme un long suçoir dans la colonne placentaire (Pl. XI, fig. 4). L'ovule fertile des *Thesium* (Pl. XI, fig. 1, 4, 5 et 9, la dernière d'après GUIGNARD), celui de l'*Osyris alba* (Pl. XI, fig. 8, d'après GUIGNARD) et celui du *Santalum album* (Pl. XI, fig. 7, d'après GUIGNARD) sont très dissimilaires. Ils forment pourtant un ensemble homogène par enchaînement. Si l'on tient compte de l'orientation de l'embryon dans le fruit mûr, qui est la même chez toutes les Santalacées, quelle que soit la forme de l'ovule ou celle du sac embryonnaire, il faut conclure que l'ovule des Santalacées est, en fait ou en puissance, un ovule campylotrope.

**Fruit.** — Le fruit est un akène (Pl. X, fig. 4 et Pl. XII, fig. 4). Le noyau secondaire du sac embryonnaire se divise en deux. L'un de ces deux noyaux reste dans le suçoir (Pl. XI, fig. 2, en n). L'autre donne

l'albumen, qui fait éclater les tissus du nucelle et se forme à nu dans la cavité ovarienne. L'embryon se différencie au sein de l'albumen et s'oriente de bonne heure suivant l'axe du fruit, sa racicule dirigée vers le style (Pl. XI, fig. 2, 5 et 6; Pl. XII, fig. 1). La graine est donc constituée par un embryon bien différencié et par de l'albumen à réserves formées surtout de grains d'aleurone (Pl. XIV, fig. 6 et 7). Elle est dépourvue de téguments propres. Elle est entourée par les parois du fruit formées d'une coque de sclérenchyme et d'une couche externe de parenchyme chlorophyllien desséché (Pl. XII, fig. 1, 3 et 6; Pl. XIII, fig. 1 et 2). Le sclérenchyme, qui se différencie aux dépens du mésocarpe des carpelles (Pl. X, fig. 3), montre, sous le style, trois lignes de déhiscence saillantes formées de sclérenchyme à cellules allongées (Pl. XII, fig. 2 et 5; Pl. XIII, fig. 4). Anatomiquement et biologiquement, cet akène se rapproche des drupes des autres Santalacées.

**Racine.** — Le système racinaire a sensiblement l'importance de celui d'une plante autotrophe de même développement aérien. Les poils absorbants sont peu développés (Pl. XIV, fig. 2 et 4). La structure primaire des racines est normale. Les formations secondaires libéro-ligneuses apparaissent seules (Pl. XV, fig. 4 et Pl. XVII, fig. 1).

**Suçoirs.** — Les suçoirs sont nombreux et distribués sans ordre (Pl. V, fig. 1 à 3 et Pl. XV, fig. 3). Ils ne se fixent que sur des racines vivantes. Ils prennent naissance latéralement, par hypertrophie simultanée de l'écorce et du cylindre central de la racine (Pl. XV, fig. 3, en b, c et j, et fig. 5). Ils sont formés par un ou plusieurs replis préhenseurs et par une région centrale, génératrice du cône de pénétration. Les vaisseaux du bois établissent une liaison directe entre le bois du parasite et celui de la plante-hôte. Les suçoirs ne possèdent pas de tubes criblés (Pl. XV, fig. 2; Pl. XVI, fig. 1 à 7; Pl. XVII, fig. 2 à 4).

## BIOLOGIE

**Germination.** — Dans la terre, le terreau ou le sable, les graines (sens vulgaire du mot) germent en l'absence de toute racine de plante-hôte.

Les graines à sclérenchyme intact, stérilisées au sublimé ou par frottement ne germent pas en milieu aseptique. Mais toute lésion mécanique ou corrosion chimique qui diminue la résistance du sclérenchyme permet la germination.

Dans la nature, les graines ne germent que si des micro-organismes ont envahi leurs enveloppes, pénétré à travers le sclérenchyme jusqu'à la surface de l'albumen (Pl. XIV, fig. 8 et 9), et réalisé ainsi l'attaque biologique du sclérenchyme, qui remplace les lésions mécani-

ques ou la corrosion chimique nécessaires *in vitro*, en milieu aseptique.

Les micro-organismes, dont l'intervention est ainsi rigoureusement nécessaire, appartiennent à des espèces banales, agents normaux de la décomposition des débris végétaux dans le sol. Ce sont des champignons plutôt que des bactéries.

La germination des graines a été obtenue, *in vitro*, dans du sable (Pl. XVIII, fig. 1), en présence d'espèces déterminées de champignons. L'*Alternaria tenuis* a donné les résultats les plus probants. Quoique moins rigoureux, les résultats obtenus avec le *Plaeospora herbarum* (*Macrosporium commune*), le *Cladosporium herbarum*, le *Rhizopus nigricans*, le *Penicillium glaucum*, le *Stachybotrys lobulata* ou une espèce voisine, un *Scolecotrichum* et un deuxième *Plaeospora* indéterminés, rendent très vraisemblable l'intervention de ces différentes espèces.

Les Polyporées attaquent le sclérenchyme plus lentement que les espèces précédentes. Le *Polyporus ostreatus* a permis d'obtenir, *in vitro*, la germination des graines.

Les bactéries du rouissage, qui agissent sur la lamelle moyenne des cellules, n'ont pas donné de résultats concluants.

Les enveloppes des graines sont perméables à l'eau. La résistance que le sclérenchyme oppose au gonflement de l'amande est l'obstacle essentiel de la germination. Cette résistance limite l'absorption de l'eau par l'amande, de telle sorte que les phénomènes diastasiques de solubilisation des réserves qui précèdent le réveil de l'embryon ne peuvent pas se produire. Tous les facteurs qui diminuent cette résistance permettent la germination. De même, l'action, sur la germination, des facteurs qui influent sur la valeur de la pression osmotique du suc cellulaire, dépend de cette résistance.

Les résultats expérimentaux obtenus ne peuvent pas, dans leur ensemble, être interprétés en fonction d'une perméabilité insuffisante des téguments à l'oxygène ou au gaz carbonique.

Il existe de nombreuses analogies entre les graines du *Thesium humile* et celles de beaucoup d'autres espèces pour lesquelles les enveloppes, bien que perméables à l'eau, constituent un obstacle à la germination. Les conclusions établies pour les graines du *Thesium humile* s'appliquent sans doute à beaucoup d'entre elles.

Au moment de leur récolte, les graines du *Thesium humile* sont incapables de germer (graines « fraîches » ou état d'inhibition primaire).

Le séjour des graines à l'humidité, à température inférieure à 20°,

provoque l'accumulation dans l'amande de substances qui s'opposent à la germination (état d'inhibition secondaire). Ces substances ne se forment pas lorsque la température dépasse 20°. Ce sont des produits de la respiration autres que le gaz carbonique. Il faut les rapprocher de l'aldéhyde éthylique, dont le pouvoir inhibiteur a été établi par MAZÉ.

L'état d'inhibition primaire et secondaire disparaît au cours de l'été. Ces phénomènes d'inhibition jouent un rôle très important dans la nature.

Les graines ne germent qu'entre des limites de température déterminées. Le maximum est de 18 à 20°. Il varie suivant l'état des graines. Le minimum est inférieur à 10°. La température hivernale des couches superficielles du sol, en Tunisie, est toujours supérieure à ce minimum.

Les graines enterrées à plus de 10 cm. ne germent pas.

**Evolution.** — Dans les champs, les plantules apparaissent à partir du mois de novembre. La température trop élevée empêche des germinations plus précoces. Les levées les plus importantes s'observent en décembre et janvier. Les phénomènes d'inhibition secondaire ralentissent les germinations dès février et les arrêtent complètement en mars.

Le développement hivernal est très lent. Mais, dès que la température se relève, la végétation s'accélère. La floraison commence en avril. Floraison et fructification se poursuivent jusqu'en mai ou juin. Le cycle d'évolution du *Thesium humile* est caractérisé par sa brièveté.

En l'absence de plante-hôte, les plantules jaunissent lentement et dépérissent en deux ou trois mois, sans fleurir. Le parasitisme est donc absolument nécessaire.

**Plantes-hôtes.** — Le *Thesium humile* est un parasite polyphage. Dans la nature, ses suçoirs ont été observés sur les racines de 32 espèces de Phanérogames, appartenant à 13 familles différentes. Son développement complet a été obtenu, en pot, en présence de 66 espèces appartenant à 23 familles distinctes, réparties dans l'ensemble de l'embranchement des Phanérogames.

**Relations entre le parasite et l'hôte.** — Les suçoirs ne se forment qu'au voisinage d'une racine nourricière. Formation des suçoirs sur les racines des Phanérogames parasites et germination des graines de certains parasites (Orobanches, *Lathraea*), lorsque cette germination

aboutit à la formation immédiate d'un suçoir, sont des phénomènes comparables. Ils semblent soumis aux mêmes règles.

Les suçoirs prennent à l'hôte de l'eau et des matières minérales. Le passage des matières minérales est démontré par la formation de concrétions de silice dans les feuilles des plantes parasites sur des Graminées.

L'absence de tubes criblés dans les suçoirs ne permet pas de conclure que les matières organiques ne passent pas de l'hôte au parasite. La fonction chlorophyllienne s'exerce normalement dans les organes verts du *Thesium humile*, dont l'héliophilie est très accusée. Cet hémiparasite se comporte, à ce point de vue, comme toutes les autres espèces de ce groupe biologique. Sa nutrition carbonée semble donc être indépendante de celle de l'hôte. Pourtant, la suppression des organes aériens de ce dernier s'oppose au développement normal du parasite. L'intervention de « substances de croissance » est suggérée.

Des essais de culture sur milieux minéraux, avec ou sans glucose, n'ont pas permis d'obtenir un développement du *Thesium* supérieur à celui que l'on observe dans du sable, en pot.

Le *Thesium humile* gêne peu le développement de ses hôtes en terrain fertile. Si les disponibilités du sol en aliments minéraux et surtout en eau sont limitées, le parasite provoque le dépérissement de ses hôtes.

**Relations entre le parasite et le milieu.** — Le *Thesium humile* est confiné dans les terres pauvres (tuffeuses ou sablonneuses) par l'effet combiné de la lenteur de son développement hivernal et de son héliophilie très accusée.

**Maladies.** — Le *Sphaerella Thesii* (Pl. IV, fig. 3 et Pl. XVIII, fig. 2 à 4) est un parasite très virulent du *Thesium humile*. Il attaque les feuilles et les tiges des plantes, qu'il couvre d'une croûte noire dans laquelle se différencient les périthèces. Sur les plantes attaquées, les graines ne mûrissent pas. Ce parasite limite le développement du *Thesium* sans parvenir à le faire disparaître. Son utilisation agricole serait possible, mais elle n'est pas nécessaire.

Le *Thesium humile* n'a pas d'autres ennemis notables.

**Importance agricole.** — Le *Thesium humile* ne cause de dégâts qu'aux cultures de céréales, dans lesquelles il se développe par larges taches qui coïncident avec des affleurements tuffeux ou avec des zones sablonneuses. Là où il est abondant, la céréale dépérit complètement (Pl. VI, fig. 2). La pauvreté du sol et le parasitisme du *Thesium* conjuguent leurs effets.

**Procédés de lutte.** — Les graines du *Thesium humile* traversent le tube digestif des animaux, qui jouent par conséquent un rôle important dans leur dissémination. Tout apport de graines est dangereux pour les terres maigres encore indemnes.

Dans les terres infestées, l'amélioration de la fertilité du sol entraîne la disparition du parasite, en créant de nouvelles conditions de milieu incompatibles avec son maintien.

Un assolement triennal spécial, ou l'emploi des désherbants sélectifs, en empêchant le *Thesium* de grainer pendant deux années consécutives au moins, font régresser le parasite. Mais le sol reste toujours sous la menace d'une nouvelle invasion et la culture des céréales dans ces conditions n'est pas rémunératrice, la fertilité du sol étant insuffisante.

Les terres infestées doivent donc être, soit améliorées, soit utilisées pour des cultures différentes. Il n'y a pas d'autre alternative qui tienne à la fois compte des données techniques et des données économiques du problème.

Le *Thesium humile* n'envahit en définitive que des terres mal adaptées à la culture des céréales ou mal préparées pour cette culture. Il met l'agriculteur dans l'obligation de réparer une faute initiale d'ordre agronomique.

\*  
\*\*

Ce travail a été entrepris à la demande des colons de Tunisie, en raison des dégâts que le *Thesium humile* cause à leurs cultures. Il a été poursuivi, durant six années consécutives, au Laboratoire de Botanique et Pathologie végétale de l'Ecole Coloniale d'Agriculture de Tunis, sous les auspices et avec les subventions de l'Office de l'Expérimentation et de la Vulgarisation agricoles de Tunisie.

La Bibliographie relative à cette monographie qui touche à des sujets très divers, n'a pu être faite qu'en mettant à profit les ressources des Bibliothèques de la Station centrale de Pathologie végétale de Versailles, du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, du Laboratoire de Botanique de la Sorbonne, de la Faculté de Pharmacie de Paris, du Centre de Documentation de l'Institut des Recherches agronomiques de Versailles et du Service Botanique et Agronomique de Tunisie, où j'ai trouvé l'accueil le plus aimable et toutes les facilités de travail.

Je tiens à remercier particulièrement M. DELORME, Président de l'Office de l'Expérimentation et de la Vulgarisation agricoles de Tunisie et Président de la Société des Agriculteurs de Tunisie, pour les encouragements qu'il a bien voulu m'accorder pour ce travail. Ces

remerciements s'adressent aussi, sous son nom, à tous les agriculteurs qui m'ont fait bénéficier de leurs observations et en qui j'ai toujours trouvé les collaborateurs précieux sans lesquels aucune recherche de Laboratoire ne peut être transposée dans le domaine agricole.

Mes remerciements vont encore à M. BŒUF, Chef du Service Botanique et Agronomique de Tunisie, qui a été pour moi un guide sûr; à M. VIALAS qui, comme Directeur de l'Ecole Coloniale d'Agriculture de Tunis, a toujours su faciliter mon travail; à MM. SOULMAGNON, professeur, CONSTANT et MAINGONNAT, répétiteurs de Chimie à l'Ecole Coloniale d'Agriculture de Tunis, pour les analyses chimiques qu'ils ont bien voulu effectuer dans leur laboratoire; à MM. PETIT et MONTLAUR, Chefs de travaux au Service Botanique et Agronomique, qui ont eu l'amabilité de revoir mon manuscrit, et à M. MIRONOV, Bibliothécaire-traducteur au Service Botanique et Agronomique, à l'obligeance duquel je dois d'avoir pu utiliser un certain nombre de travaux en langue étrangère.

Je n'aurais garde d'oublier mon collaborateur immédiat, M. SERGE LYOF, qui s'est acquitté de tâches méticuleuses et souvent ingrates avec une conscience que j'ai le plus grand plaisir à reconnaître.

J'adresse enfin un hommage de respectueuse gratitude à MM. BLAIRINGHEM et DANGEARD, membres de l'Institut, qui ont bien voulu consentir à s'intéresser à cette étude, ainsi qu'à MM. FOEX, Directeur, et ARNAUD, Directeur adjoint de la Station centrale de Pathologie végétale de Versailles, auxquels je dois le meilleur de ma formation scientifique et qui ont continué à m'accueillir dans leur Station et à m'encourager comme si je n'avais pas cessé d'être l'un de leurs collaborateurs.

---

## BIBLIOGRAPHIE

---

1 — AXENTJEV (B.N.). — Über die Rolle der Schalen von Samen und Früchten die auf Licht reagieren (*Beih. z. Bot. Centralbl.*, **46**, p. 119-202, 21 fig., Bibl., 1930).

2 — BARBER (C.A.). — Studies in root-parasitism, I. (*Mem. of the Dep. of Agric. in India, Bot. Ser.*, **1**, 30 p., 7 Pl., 1906).

3 — BARBER (C.A.). — Studies in root-parasitism, II. The haustorium of *Santalum album* (*Mem. of the Dep. of Agric. in India, Bot. Ser.*, **1**, 58 p., XVI pl., 1906).

4 — BARBER (C.A.). — Studies in root-parasitism, III. The haustorium of *Olaix scandens* (*Mem. of the Dep. of Agric. in India, Bot. Ser.*, **2**, 47 p., XII pl., 1907).

5 — BARBER (C.A.). — Studies in root-parasitism, IV. The haustorium of *Cansjera Rheedii* (*Mem. of the Dep. of Agric. in India, Bot. Ser.*, **2**, 37 p., XI pl., 1907).

6 — BARTZINSKY (R.M.). — Contribution à l'étude de la physiologie de la germination des graines de l'*Orobanche cumana* (*Cultures oléagineuses*, n° 2-3, p. 42-47, 7 fig., Krasnodar, 1932) (en russe).

7 — BATTANDIER et TRABUT. — Flore de l'Algérie, I, p. 785, 1888.

8 — BEAUVERD (M.C.). — Monographie du genre *Melampyrum* (*Mem. d. l. Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève*, **38-6**, p. 291-657, 25 fig., Bibl., 1916).

9 — BERNARD (Ch.). — Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites (*Journ. de Bot.*, **17**, p. 23-32, 62-68, 117-137 et 168-197, 8 pl., Bibl., 1903).

10 — BOESHORE (I.). — The morphological continuity of Scrophulariaceae and Orobanchaceae (*Contrib. Bot. Lab. Univ. of Pennsylvania*, **5**, p. 139-177, pl. XII-XVI, 1920). (An. in *Bot. Abst.*, 11, n° 1586, 1922.)

11 — BONNET (Ed.) et BARRATTE (G.). — Catalogue raisonné des plantes vasculaires de la Tunisie, p. 378, 1896.

12 — BONNIER (G.). — Sur l'assimilation des plantes parasites à chlorophylle (*C.R. de l'Acad. des Sc.*, **113**, p. 1074, 1891).

13 — BONNIER (G.). — Flore complète illustrée. *Santalaceae*, **9**, p. 108-110, Paris, sans date.

14 — BOUILLENNE (R.) et WENT (F.). — Recherches expérimentales sur la néo-formation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures (*An. du Jard. Bot. de Buitenzorg*, **43**, 178 p., 22 pl., 1933 et *Arch. de l'Inst. de Bot. de l'Un. de Liège*, **10**, 1933).

15 — BRANDT (E.). — Nonnulla de parasitis quibusdam phanerogamicis observata (*Linnaea*, **6**, p. 81-128, 1 pl., 1849).

16 — BRUNO (A.) et WEIL (R.). — Analyse microbiologique du sol (*C.R. de l'Acad. d'Agric.*, **13**, p. 683-689, 1927).

17 — BUROLLET (P.A.). — Le Sahel de Sousse. Monographie phytogéographique (*An. du Serv. Bot. de Tunisie*, **4-2**, 270 p., 8 pl., 1927).

18 — CANDOLLE (A. de). — Prodromus. *Santalaceae*, **14**, p. 619-692, 1856-57.

19 — CAPPELLETTI (C.). — Ricerche sulla germinazione dei semi di Orobanche (*N. Giorn. Bot. Italiano*, n.s., **41-2**, 1934).

20 — CASPARY. — Ueber Samen, Keimung, Specien und Nährpflanzen der Orobanchen (*Flora, Neue Reihe*, **12-1**, p. 577-588 et 593-603, 1854).

21 — CAULLERY (M.). — Le parasitisme et la symbiose, 400 p., 53 fig., Paris 1922.

22 — CHABROLIN (Ch.). — Le désherbage sélectif des céréales par le chlorate de soude (*C.R. de l'Ac. d'Agric.*, **19**, p. 1035-1040, 1933 et **20**, p. 786-791, 1934).

23 — CHABROLIN (Ch.). — La germination des graines d'Orobanche (*C.R. de l'Acad. des Sc.*, **198**, p. 2275, 1934).

24 — CHABROLIN (Ch.). — La germination des graines de *Thesium humile* exige l'intervention de champignons saprophytes (*C.R. de l'Acad. des Sc.*, **199**, p. 225, 1934).

25 — CHABROLIN (Ch.). — Le *Thesium*, parasite des céréales. Biologie et procédés de lutte (*La Tunisie agricole*, **35**, p. 165-168, 1934).

26 — CHATIN (Ad.). — Sur le parasitisme des Rhinanthacées (*Bul. de la Soc. Bot. de France*, **3**, p. 14-18, 1856).

27 — CHATIN (Ad.). — Anatomie des Santalacées ou Thésiées (*Bul. de la Soc. Bot. de France*, **4**, p. 978-982, 1857).

28 — CHATIN (Ad.). — Anatomie comparée des végétaux. Plantes parasites, 560 p., 110 pl., Paris 1892.

29 — CHAUVEAUD (G.). — Moyen d'assurer et de rendre très active la germination des vignes (*C.R. de l'Acad. des Sc.*, **118**, p. 211, 1894).

30 — CHEMIN (E.). — Observations anatomiques et biologiques sur le genre *Luthraea* (*An. des Sc. nat., Bot.*, **10-2**, p. 125-272, 1 pl., 88 fig., Bibl., 1920).

**31** — CHEMIN (E.). — Germination des graines de *Lathraea clandestina* L. (*Bul. de la Soc. Bot. de France*, **72**, p. 1031-1042, 3 fig., 1925).

**32** — CHEVALIER (A.). — Sur une Scrophulariée (*Striga hermonthica*), parasite des céréales en Afrique tropicale (*C.R. de l'Ac. des Sc.*, **189**, p. 1308, 1929).

**33** — CHVETZ-ZAVGORODNY. — Nos succès dans l'étude de l'Orobanche (*Cultures oléagineuses*, n° 2-3, p. 40-41, Krasnodar 1932) (en russe).

**34** — COMBES (R.). — Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux aux divers stades du développement (*An. Sc. nat.*, **9-11**, p. 75, 1910).

**35** — COMBES (R.). — Sur une méthode de culture des plantes supérieures en milieux stériles (*C.R. de l'Acad. des Sc.*, **154**, p. 891, 1912).

**36** — COMBES (R.). — Recherches biochimiques expérimentales sur le rôle physiologique des glucosides I. Etude préliminaire (*Rev. Gén. de Bot.*, **29**, p. 321-332 et 353-375, 3 pl., 1917 et **30**, p. 5-15, 33-49, 70-92, 106-124, 146-156, 177-204, 226-237, 245-269, 283-300, 321-332, 355-365, 4 pl., 1918).

**37** — COUPIN (H.). — Sur la résistance des graines à l'immersion dans l'eau (*C.R. de l'Acad. des Sc.*, **126**, p. 1365, 1898).

**38** — COUPIN (H.). — Le gonflement des graines et la pression osmotique du milieu (*C.R. de l'Acad. des Sc.*, **177**, p. 971, 1923).

**39** — CRÜGER (H.). — Westindische Fragmente — El Cauto (*Bot. Zeitung*, **15**, p. 281-292 et 297-308, 2 pl., 1857).

**40** — DECAISNE. — Sur le parasitisme des Rhinanthacées (*An. des Sc. nat., Bot.*, **3-8**, p. 5-9, 1847).

**41** — DUFRENOY (J.). — Le vacuome des cellules périvasculaires (*Protoplasma*, **11**, p. 303-311, 6 fig., 1930).

**42** — DURAND (Th.). — Index generum phaneroganum, 1888.

**43** — EWART (M.F.). — On the staminal hairs of *Thesium* (*Ann. of Bot.*, **6**, p. 271-290, 1 pl., 1892).

**44** — FRAYSSE (A.). — Contribution à la biologie des plantes phanérogames parasites. Thèse, 178 p., 51 fig., 1906.

**45** — FRON (G.). — Sur la destruction de la renoncule des champs dans les céréales (*C.R. de l'Acad. d'Agric.*, **19**, p. 892-898, 1933).

**46** — FRON (G.) et BERTRAND (R.). — Contribution à l'étude de l'influence des chlorates sur la végétation (*An. Agron.*, **4-1**, p. 1-25, 8 fig., Bibl., 1934).

**47** — GAUTIER (L.). — Sur le parasitisme du *Melampyrum pratense* (*Rev. Gén. de Bot.*, **20**, p. 66-84, 21 fig., 1908).

**48** — GIBSON (R.J.H.). — On the siliceous deposit in the cortex of certain species of Selaginella (*Ann. of Bot.*, **7**, p. 355-366, 1 pl., 1893).

49 — GOERTZ (O.). — Untersuchungen über die Haustorien-bildung bei *Cuscuta* (*Centralbl. Bak.*, **2-51**, p. 287-313, 1920) (An. in *Bot. Abst.*, **8**, 2188, 1921).

50 — GRANDEAU et BOUTON. — Etude chimique du Gui (*C.R. de l'Acad. des Sc.*, **84**, p. 500, 1877).

51 — GRANEL. — Origine des suçoirs des plantes parasites (*Bul. de la Soc. Bot. de France*, **34**, p. 313-321, 2 pl., 1887).

52 — GUIGNARD (L.). — Observations sur les Santalacées (*An. des Sc. nat., Bot.*, **7-2**, p. 180-202, 3 pl., Bibl., 1885).

53 — HEINRICHER (E.). — Die grünen Halbschmarotzer, I, *Odontites*, *Euphrasia* und *Orihantha* (*Prings. Jahrb. f. wiss. Bot.*, **31**, p. 77-124, 1 pl., 1898).

54 — HEINRICHER (E.). — Die grünen Halbschmarotzer, II, *Euphrasia*, *Alectorolophus* und *Odontites* (*Prings. Jahrb. f. wiss. Bot.*, **32**, p. 389-452, 2 pl., 1 fig., 1898).

55 — HEINRICHER (E.). — Zur Entwicklungsgeschichte einiger grünen Halbschmarotzer (*Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, **17**, p. 244-247, 1899).

56 — HEINRICHER (E.). — Die grünen Halbschmarotzer, III, *Bartschia* und *Tozzia* (*Prings. Jahrb. f. wiss. Bot.* **36**, p. 665-752, 2 pl., 7 fig., 1901).

57 — HEINRICHER (E.). — Die grünen Halbschmarotzer, IV, Nachträge zu *Euphrasia*, *Odontites* und *Alectorolophus* (*Prings. Jahrb. f. wiss. Bot.*, **37**, p. 264-337, 2 pl., 1902).

58 — HEINRICHER (E.). — Die grünen Halbschmarotzer, V, *Melampyrum* (*Prings. Jahrb. f. wiss. Bot.*, **46**, p. 273-376, 6 pl., 6 fig., 1909).

59 — HEINRICHER (E.). — De la germination des graines des plantes parasites, en particulier de celles des Rhinanthacées (*Rev. Gén. de Bot.*, **21**, p. 329-334, 1909).

60 — HEINRICHER (E.). — Die Aufzucht und Kultur der parasitischen Samenpflanzen, 53 p., 8 fig., 1910.

61 — HEINRICHER (E.). — Zum Parasitismus der Rhinantheen (*Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch.*, **40**, p. 174-177, 1922 et **42**, p. 243-251, 1924).

62 — HEINRICHER (E.). — Ist für die Anlage der Haustorium der Santalaceen Chemische Reizung oder Kontakt wirksam? (*Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Abt. I*, **135**, p. 43-50, 7 fig., 1926).

63 — HEINRICHER (E.). — Wie steht es mit den Beweisen für die Behauptung E. Chemin's dass eine chemische Reizung durch ein lebendes Nähr-objekt für die Samen von *Lathraea clandestina* unnötig sei (*Beit. z. Biol. d. Pflanzen*, **18**, p. 1-16, 1 pl., 1 fig., 1930).

64 -- HENSLow. — In *Gardners' chronicle*, p. 635-636, 1848. (Voir aussi *Gardners' chronicle*, p. 523, 1847 et *Botan. Zeitung*, **7**, p. 16, 1849.)

65 — HERBERT (D.A.). — The parasitism of *Ola<sup>x</sup> imbricata* (*Philippine Agr.*, **11**, p. 17-18, 1 fig., 1922) (An. in *Bot. Abst.*, **12**, 2048, 1923).

66 — HERBERT (D.A.). — The root parasitism of western Australian Santalaceae (*Journ. Roy. Soc. West. Aust.*, **11**, p. 127-149, 5 fig., 1924-25) (An. in *Bot. Centralbl.*, **151**-9, p. 260, 1927).

67 — HILL (A.W.). — The genus *Thesium* in south Africa, with a Key and descriptions of new species (*Bul. of. Micel. Inf.*, p. 1-43, 2 pl., 1915).

68 — HILL (A.W.). — Notes on south African Santalaceae (*Bul. of Micel. Inf.*, p. 97-102, 1925).

69 — HOCQUETTE (M.) et ARSIGNY (L.). — Sécrétion, par le méristème caulinaire de *Cuscuta epithymum*, de substances nocives pour les tissus des hôtes (*C.R. de l'Acad. des Sc.*, **192**, p. 764, 1931).

70 — HOFMEISTER (W.). — Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen (*Prings. Jahrb. f. wiss. Bot.*, **1**, p. 82-188, 4 pl., 1858).

71 — HOFMEISTER (W.). — Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen (*Abh. d. k. Sächs. Gesells. d. Wissensch.*, **5**, p. 535-760, 25 pl., 1861).

72 — HOLMAN (R.M.) and ROBBINS (W.W.). — A Textbook of general botany, 2<sup>e</sup> ed., 624 p., 415 fig., New-York 1927 (p. 304-305).

73 — HOVELACQUE (M.). — Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées, 765 p., 651 fig., Paris 1888.

74 — HOWARD (W.L.). — Etude expérimentale sur la période de repos des plantes. 4<sup>e</sup> rapport. Les graines (*Un. of Missouri, College of Agric., Research Bul. n° 17*, p. 3-58, 1915) (An. in *Rev. Int. Agric. de Rome*, **2**, p. 1727-1731, 1915).

75 — IRMISCH (Th.). — Kurze botanische Mittheilung, 2, Keimpflanzen von *Thesium montanum* (*Flora Jahrg., Neue Reihe*, **11**, p. 522-523, pl. 7, 1853).

76 — JAHANDIEZ (E.) et MAIRE (R.). — Catalogue des plantes du Maroc (**2**, p. 171, 1932).

77 — KINZEL (W.). — Über den Einfluss des Lichtes auf die Keimung. Lichtarte Samen. (*Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch.*, **25**, p. 269-276, 1907).

78 — KINZEL (W.). — Die Wirkung des Lichtes auf die Keimung (*Ber. d. deutsch Bot. Gesellsch.*, **26** a, p. 105-115, 1908).

79 — KINZEL (W.). — Lichtkeimung (*Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch.*, **26** a, p. 631-645, 1908; **26** a, p. 654-665, Bibl., 1908 et **27**, p. 536-545, 1 pl., 1909).

80 — KINZEL (W.). — Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung, 170 p., 4 fig., 1 pl., Stuttgart 1913; 71 p., Stuttgart 1915 et 187 p., 1 fig., Stuttgart 1920.

81 — KINZEL (W.). — Neue Tabellen zu Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung, 80 p., Stuttgart, sans date.

82 — KLEIN (G.). — Handbuch der Pflanzenanalyse, 1933.

83 — KLEIN (G.) und KISSER (J.). — Die sterile Kultur der höheren Pflanzen, 64 p., 20 fig., Jena 1924.

84 — KNORZ. — Ueber den von H. Decaisne angegebenen Parasitismus der Rhinanthaceen (*Bot. Zeit.*, **6**, p. 239-240, 1848).

85 — KOCH (L.). — Entwicklungsgeschichte der Orobanchen, 389 p., 12 pl., Heidelberg 1887.

86 — KOCH (L.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Rhinanthaceen (*Prings. Jahrb. f. wiss. Bot.*, **20**, p. 1-37, 1 pl., 1889 et **22**, p. 1-33, 1 pl., 1891).

87 — KOSTYTSCHEW (S.). — Über die Ernährung der grünen Halbschmarotzer (*Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch.*, **40**, p. 273-279, 1922).

88 — KOSTYTSCHEW (S.). — Untersuchungen über die Ernährung der grünen Halbschmarotzer (*Beih. z. Bot. Zentralbl.*, **40**, p. 351-373, 1924).

89 — KUNZE. — Ueber eine bisher unbeachtete Eigenthümlichkeit der Wurzeln von *Thesium* und einiger anderen Santalaceen (*Bot. Zeit.*, **5**, p. 361-370, 1847). (Voir aussi *Bot. Zeit.* **6**, p. 25, 1848).

90 — KUSANO (S.). — Studies on the parasitism of *Buckleya quadriala*, a Santalaceous parasite, and on the structure of its Haustorium (*Journ. of Col. of Sc. Imp. Un. Tokyo*, **17**, 1902).

91 — LAURENT (J.). — Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes à l'aide de matières organiques (*Rev. Gén. de Bot.*, **16**, p. 14-48, 66-80, 96-112, 155-166, 188-202, 231-241, 7 pl., 1904).

92 — LECLERC DU SABLON. — Recherches sur les organes d'absorption des plantes parasites (Rhinanthées et Santalacées (*An. des Sc. nat., Bot.*, **7-6**, p. 91-117, 3 pl., 1887).

93 — LECLERC DU SABLON. — Sur les poils radicaux des Rhinanthacées (*Bul. de la Soc. Bot. de France*, **35**, p. 81-82, 1888).

94 — LEHMAN (E.) und AICHELE (F.). — Keimungsphysiologie der Gräser, 678 p., 152 fig., Stuttgart 1931.

95 — LIGNIER (O.). — Observations biologiques sur le parasitisme du « *Thesium divaricatum* var. *humifusum* » (*Bul. de la Soc. Lin. de Normandie*, 4<sup>e</sup> série, **3**, p. 268-281, 1889).

96 — LOYER. — Emploi des chlorates pour la destruction des herbes dans les céréales de printemps (*C.R. de l'Acad. d'Agric.*, **9**, p. 957-960, 1923).

**97** — MAQUENNE (L.). — Sur la pression osmotique dans les graines germées (*C.R. de l'Acad. des Sc.*, **123**, p. 898, 1896).

**98** — MAQUENNE (L.). — Sur le poids moléculaire moyen de la matière soluble dans les graines en germination (*C.R. de l'Acad. des Sc.*, **125**, p. 576, 1897).

**98<sup>bis</sup>** — MAZÉ (P.). — Maturation provoquée des graines. Action antigerminative de l'aldéhyde éthylique (*C.R. de l'Acad. des Sc.*, **151**, p. 1383, 1910).

**99** — MIRANDE (M.). — Recherches physiologiques et anatomiques sur les Cuscutacées, Thèse, 280 p., 16 pl., 24 fig., Paris 1900).

**100** — MITTEN (W.). — On the Economy of the roots of *Thesium linophyllum* (Hooker *London Journ. of Bot.*, **6**, p. 146, pl. 4, 1847) (Traduction complète dans *An. des Sc. nat., Bot.*, **3-7**, p. 127-128, 1 pl., 1847).

**101** — MODILEWSKI (J.S.). — Die embryologische Entwicklung von *Thesium intermedium* L. (*Bul. Jard. Bot. Kieff*, **7-8**, p. 65-70, 1 pl., 1928).

**102** — MOLLIARD (M.). — Nutrition de la plante. Echanges d'eau et de substances minérales, 395 p., Paris 1921.

**103** — MOLLISCH (H.). — Mikrochemie der Pflanzen, Jena, 1923.

**104** — MOSS (E.H.). — Parasitism in the genus *Comandra* (*New Phytologist*, **25**, p. 264-276, 9 fig., 1926).

**105** — MUNERATI (G.). — La conservazione della vitalità dei semi delle piante spontanee in superficie del suolo (*Nuovi An. del Min. per l'Agric.*, **2**, p. 243-249, 1922).

**106** — MUNERATI (G.). — Sulla conservazione della vitalità dei semi delle piante spontanee negli strati profondi del suolo (*A. d. Soc. Agron. Ital.*, **4-5**, 1924).

**107** — MUNERATI (O.) e ZAPPAROLI (T.V.). — L'alternanza della umidità e della siccità sulla germinazione dei semi delle piante spontanee (*Le Staz. Sper. Italiane*, **46**, p. 157-195, 1913).

**108** — NETOLITZKY (F.). — Die Kieselkörper (In *Linsbauer Handb. d. Pflanzenan.*, **25**, 1929).

**109** — NICOLOFF (T.). — Contribution à la physiologie de la nutrition des parasites végétaux supérieurs (*Rev. Gén. de Bot.*, **35**, p. 545-552 et 593-601, 1923).

**110** — NIETHAMMER (A.). — Lichtkeimungsprobleme in Zusammenhang mit physiologisch-anatomischen Studien (*Beih. z. Bot. Centralbl.*, **47**, p. 346-358, 1931) (*An. in An. biol.*, **7**, p. 559, 1932).

**111** — OUDEMANS. — Enumeratio Systematica fungorum (Genre *Thesium*, **2**, p. 969, 1920).

**112** — PIERCE (G.P.). — On the structure of the Haustoria of some Phanerogamic (*Ann. of Bot.*, **7**, p. 290-327, 3 pl., 1893).

**113** — PITRA (A.). — Ueber die Anheftungsweise einiger phanerogamen Parasiten an ihre Nährpflanzen (*Bot. Zeit.*, **19**, p. 53-58, 61-67 et 69-74, 14 fig., 1861).

**114** — PLANCHON. — Sur le parasitisme de l'*Osyris alba* (*C.R. de l'Acad. des Sc.*, **46**, 1858) (An. dans *Bul. de la Soc. Bot. de France*, **5**, p. 289, 1858).

**115** — RABATE (E.). — La destruction des mauvaises herbes, 3<sup>e</sup> éd., 176 p., 15 fig., Paris 1934.

**116** — RAYNER (M.C.). — Mycorrhiza, 246 p., 64 fig., London 1927 (*New Phytologist* reprint, n<sup>o</sup> 15).

**117** — REGEL. — Die Schmarotzergewächse, 1 brochure, Zurich 1854.

**118** — REYCHLER (L.). — La germination de graines « mûres » après libération du germe. 1 brochure, p. 31-32, Anvers 1934.

**119** — ROUY (G.). — Conspectus de la flore de France, Paris 1927.

**120** — SACCARDO. — Sylloge Fungorum (*Sphaerella Thesii*, **9**, p. 618, 1891).

**121** — SCHNARF (K.). — Vergleichende Embryologie der Angiospermen, 354 p., 508 fig., Berlin 1931.

**122** — SCHRIBAUX (E.). — Notice sur les travaux scientifiques de M. E. Schribaux, 72 p., 27 fig., Paris 1911.

**123** — SCHRIBAUX (E.) et NANOT. — Botanique agricole, Paris 1882.

**124** — SCHROETER (J.). — Pilze Serbiens, I (*Hedwigia*, **29**, p. 59, 1890).

**125** — SCHULTZ (F.). — Beobachtung über *Ajuga genevensis*, *Thesium intermedium* und das Verhältniss der Schmarotzer zur Nährpflanze (*Flora, Neue Reihe*, **12**, p. 401-403, 1854).

**126** — SEEGER (R.). — Versuche über die Assimilation von Euphrasia und über die Transpiration der Rhinantheen (*Sitz. Ber. der Wiener Akad.*, m. n. Kl., **119**, 1, 1910).

**127** — SOLMS-LAUBACH. — Ueber den Bau und die Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen (*Jahrb. f. wissenschaft. Bot.*, **6**, p. 509-638, pl. 32 à 39, 1868).

**128** — SONDER (W.). — Enumeratio Santalacearum in Africa australi extratropica crescentium quas Dr ECKLON et C. ZEYHER collegerunt (*Flora*, **23**, p. 353-364, 1857).

**129** — SORAUER (P.). — Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Phanerogamen Parasiten, von E. KOHLER, III, 2, p. 199-228, 1923.

**129<sup>bis</sup>** — SPAETH (J.N.). — A physiological study of dormancy in *Tilia*

seed (*Cornell University, Agric. Exp. Stat., Memoir* 169, 78 p., 6 fig., Bibl., 1934).

**130** — SPERLICH (A.). — Organe besonderer physiologischer Dignität. A. Die Absorptionsorgane der parasitischen Samenpflanzen (*Linsbauer Handbuch der Pflanzenanatomie*, IX-2-A, Lief. 13, 52 p., Bibl., 1925).

**131** — STEBLER und SCHRÖTER. — Beiträge zur Kenntniss der Matten und Weiden der Schweiz. IX. Die wichtigsten Unkräuter der Futterwiesen und ihre Bekämpfung (*Landwirtschaftlichen Jahrbuches der Schweiz*, Band V).

**132** — STRASBURGER (E.). — Zu Santalum und Daphne (*Ber. der. deutsch. Bot. Gesellsch.*, **3**, p. 105-113, 1 pl., 1885).

**133** — THAYSSSEN (A.C.) and BUNKER (H.J.). — The microbiology of Cellulose, Hemicelluloses, Pectin and Gums, 363 p., London 1927.

**134** — THISELTON DYER (W.T.). — Flora of tropical Africa (HILL (A.W.), Santalacaceae, **5-2**, p. 135-212, 1925).

**135** — TRABUT. — Le *Thesium*, plante parasite des céréales (*Bul. Agric. de l'Algérie-Tunisie-Maroc*, **5**, p. 282, 1899).

**136** — TUBEUF (K.F. von). — Monographie der Mistel, 832 p., 181 fig., 34 pl., Berlin 1923.

**137** — VAN TIEGHEM. — Anatomie de la fleur des Santalacées (*An. des Sc. nat., Bot.*, **5-12**, p. 340-346, 1869).

**138** — VIALAS (M.). — Une plante verte parasite dans les cultures de céréales en Tunisie : Le petit Thésion (*Thesium humile* Vahl.) (*L'Association*, Tunis, 5 juillet 1923)

**139** — WARMING. — De l'ovule (*An. des Sc. nat., Bot.*, **6-5**, p. 177-266, 13 pl., 1878).

**140** — WASKMAN (S.E.). — Principles of soil microbiology, 894 p., London 1931.

**141** — WASKMAN (S.E.) and STARKEY (R.L.). — The soil and the microbe, 260 p., New-York-London 1931.

**142** — WATTS (J.S.). — In *Gardners' chronicle*, p. 523, 1847.

**143** — WIELER (A.). — Beiträge zur Anatomie des Stockes von *Saccharum* (*Beit. z. wissensch. Bot.*, **2**, p. 141-164, 2 pl., 1897).

---



## EXPLICATION DES PLANCHES

---

### PLANCHE I

FIG. 1. — Plantules de *Thesium humile* issues de graines enterrées à 2<sup>cm</sup> 5, 6 cm. et 10 cm., dans du sable. L'emplacement de la graine est indiqué par le rétrécissement brusque qui marque le passage de la racine à l'axe hypocotylé. 2/3 g.n.

FIG. 2. — Plantules âgées de trois semaines, dans du terreau, en pot. Deux feuilles cotylédonaire dressées, appliquées l'une contre l'autre. Racine principale très longue, avec nombreuses ramifications secondaires en voie de développement. Pas de suçoirs. 9/10 g.n.

FIG. 3. — Plantule un peu plus âgée que celles de la fig. 2, en pot, dans du terreau, sans plante-hôte. Deux feuilles cotylédonaire et quatre feuilles normales plus petites. Racines latérales bien développées. Pas de suçoirs. 9/10 g.n.

### PLANCHE II

FIG. 1. — Deux jeunes plantules de 1 mois environ. Deux feuilles cotylédonaire dressées, avec jeunes feuilles apparentes. A cet état, les plantules sont détruites par l'acide sulfurique et par le chlorate de soude. 5/3 g.n.

FIG. 2. — Trois plantules de 1 mois et demi environ. A cet état, elles sont encore détruites par l'acide sulfurique. 7/5 g.n.

FIG. 3. — Plantules plus âgées. Bouquet de feuilles dressées entre les deux feuilles cotylédonaire. Grandeur naturelle.

FIG. 4. — Jeune plante. Les trois tiges principales sont déjà ébauchées. 2/3 g.n.

FIG. 5. — Plantes de 3 ou 4 mois développées dans du terreau, sans plante-hôte. La plante de gauche est rigoureusement dépourvue de suçoirs. Celle de droite en a formé quelques-uns, sans doute sur des racines de plantules d'espèces spontanées nées dans le terreau et arrachées. Elle a fleuri et porte quelques graines. 2/3 g.n.

FIG. 6. — Plante de 3 ou 4 mois, dans du sable, sans plante-hôte, après section de l'axe hypocotylé au ras du sol, tout de suite après la levée. Au-dessous de la section s'est différencié un bourgeon adventif qui a donné naissance à quelques feuilles. Pas de suçoirs sur les racines. 3/5 g.n.

PLANCHE III

- FIG. 1. — Plante adulte, avec fleurs et jeunes graines. Sept tiges principales partant du collet. 1/2 g.n. environ.
- FIG. 2. — Plante développée dans un Blé dru. Tiges grêles, allongées, peu ramifiées. Peu de fleurs. 1/3 g.n. environ.

PLANCHE IV

- FIG. 1. — Plante adulte, avec fleurs et graines nombreuses. 1/3 g.n. environ.
- FIG. 2. — Rameaux isolés, avec graines presque mûres. 2/3 g.n.
- FIG. 3. — Jeunes plantes attaquées par *Sphaerella Thesii*. Dessiccation des feuilles inférieures qui noircissent. Collet entouré d'un revêtement noir. 1/2 g.n.
- FIG. 4. — Plante en fleur parasite sur un pied de Fève, en pleins champs.

PLANCHE V

- FIG. 1. — Racines de *Thesium humile* et racines de Blé enchevêtrées. Les plus grosses sont des racines du *Thesium* sur lesquelles on aperçoit de nombreux suçoirs. Plantes en pot dans du terreau. 5/3 g.n.
- FIG. 2 et 3. — Suçoirs sur racines de Blé. (Les racines très grêles sont seules des racines de Blé.) 5/3 g.n.

Les photographies de racines sur fond noir ont été faites en plaçant les échantillons dans de l'alcool dilué (dans l'eau, il se forme rapidement de très fines bulles sur les racines), dans un cristalliseur en verre. Le tout est posé sur un verre rouge et photographié avec un appareil dont l'axe est vertical.

PLANCHE VI

- FIG. 1. — Plantules récemment levées, dans un champ de Blé. Photographie prise en plein soleil, le matin. Les plantules sont bien apparentes grâce à leur ombre portée. Environ 300 plantules par mètre carré. 1/3 g.n.
- FIG. 2. — Aspect d'une tache de *Thesium* dans un champ de Blé, en mai, sur un emplacement où la levée s'est produite comme dans la fig. 1. Le parasite couvre complètement le sol et on aperçoit, de place en place, quelques plants de Blé qui n'ont pas épié. 1/6 g.n.

## PLANCHE VII

FIG. 1. — Coupe transversale d'une tige portant des graines (voir schéma Pl. XV, fig. 1). Formations secondaires libéro-ligneuses. Pas de formations subéro-phellodermiques. m=moelle; b=bois; a=assise génératrice libéro-ligneuse; l=liber; f=fibres péricycliques; p=parenchyme cortical; e=épiderme. Gr=360.

## PLANCHE VIII

FIG. 1. — Coupe transversale dans une feuille adulte, au niveau d'une nervure latérale principale. Stomates (s) sur les deux faces. Grosse lacune (la) remplie de silice qui n'a pas été figurée. es=épiderme supérieur; ei=épiderme inférieur; b=bois; l=liber; cs=chambre sous-stomatique. Gr=230.

FIG. 2. — Coupe transversale d'une feuille adulte. Dessin schématique. 3 nervures principales complètement entourées par le parenchyme chlorophyllien. Nombreuses concrétions intercellulaires de silice (si). b=bois; l=liber. Gr=30.

FIG. 3. — Stomate vu de face. Grains d'amidon localisés aux deux pôles de chacune des cellules stomatiques. Gr=430.

FIG. 4. — Coupe transversale d'un stomate. Cellules stomatiques à parois très épaisses par places. cs=chambre sous-stomatique. Gr=430.

FIG. 5. — Epiderme de la face supérieure d'une feuille, vu de face. Stomates nombreux en files longitudinales. Gr=230.

## PLANCHE IX

FIG. 1. — Concrétion intercellulaire de silice, dans une feuille de *Thesium humile* parasite sur Blé. Le réseau de sa surface correspond aux lignes de jonction des cellules du parenchyme cortical (p) entre lesquelles cette silice s'est déposée. Gr=450.

FIG. 2 et 3. — Concrétions mamelonnées de silice, isolées d'une feuille adulte. Gr=250.

FIG. 4. — Concrétion de silice dans une feuille jeune. Masse irrégulière, moulée sur les parois des cellules qui limitent la lacune où elle a pris naissance. Gr=450.

FIG. 5. — Détail du dépôt de la silice. La silice excrétée se dépose entre les cellules et forme des pointes, des crêtes ou des lames qui écartent les cellules du parenchyme cortical (p) au fur et à mesure que le volume de la concrétion augmente. Gr=450.

FIG. 6. — Détail de la surface d'une concrétion de silice. Crêtes aiguës moulées sur les cellules du parenchyme cortical. Gr=450.

Toutes les concrétions siliceuses (fig. 1 à 6) ont été observées dans des feuilles de *Thesium humile* parasite sur Blé.

FIG. 7. — Chloroplastes dans une feuille, en plein soleil, avec grains d'amidon colorés en noir par l'eau iodo-iodurée. Gr=1000.

FIG. 8. — Chloroplastes d'une feuille après 48 heures de séjour en chambre noire (plante en pot). Pas de grains d'amidon. Les chloroplastes sont plus petits que ceux de la fig. 7. La différence de volume correspond au volume de l'amidon que renferment les chloroplastes de la fig. 7. Gr=1000.

FIG. 9. — Dessin schématique d'une feuille. Coupe longitudinale épaisse, parallèle à la face supérieure de la feuille et comprenant tout le réseau vasculaire. Le dessin comprend la moitié du limbe d'une feuille, sur 3<sup>mm</sup> de long. Le faisceau ligneux de droite représente la nervure médiane de la feuille. Ce faisceau est relié par de nombreuses ramifications à la nervure latérale principale. Entre les mailles de ce réseau vasculaire, très nombreuses concrétions de silice, schématiquement représentées. Bords de la feuille (à gauche) irrégulièrement dentés. Gr=33.

## PLANCHE X

FIG. 1. — Bouton floral. La feuille à l'aisselle de laquelle il est inséré est figurée en arrière. De part et d'autre du bouton, bractées latérales. Gr=10.

FIG. 2. — Fin de floraison. Les sépales se replient vers le centre de la fleur. Gr=10.

FIG. 3. — Coupe schématique d'une fleur épanouie. 5 sépales, 5 étamines opposées aux sépales, avec pinceau de poils en arrière de leur filet. Ovaire infère uniloculaire, avec colonne placentaire centrale. Style court. Stigmate capité. Gr=10.

FIG. 4. — Très jeune fruit. Sépales verts appliqués les uns contre les autres et couronnant l'ovaire qui commence à grossir. Gr=10.

FIG. 5. — Etamine juste avant la déhiscence. Vue de face à gauche et vue de dos, à droite. Gr=33.

FIG. 6. — Coupe longitudinale schématique d'une fleur, au moment où les sépales se referment. La région ovarienne a seule été représentée. Ovaire uniloculaire, avec colonne placentaire contournée en spirale à son sommet. 3 ovules pendants. Sclérenchyme encore indifférencié. Il se formera dans le mésocarpe, dans la région marquée en pointillé (s). Trajet suivi par les faisceaux ligneux (b) schématiquement figuré. st=style; e=étamine; po=base du pinceau de poils dont le sommet est appliqué sur l'anthere; p=sépale. Gr=33.

PLANCHE XI

FIG. 1. — Coupe longitudinale de l'ovule fertile, juste avant la fécondation (ovule d'un bouton floral prêt à s'épanouir). Le plan de la coupe passe par la colonne placentaire. Fixation au micro-formol, coloration à l'hématoxyline. Le contenu du sac embryonnaire a été représenté d'après deux coupes successives. Autour du sac embryonnaire, zone colorée en noir par l'hématoxyline et formée de débris cellulaires. Cellules du nucelle à noyau pourvu de grains de chromatine. ns=noyau secondaire; o=oosphère; s=synergides. Gr=500.

FIG. 2. — Coupe longitudinale d'un ovule fécondé, au début du développement de l'albumen et de l'embryon. Le plan de la coupe est perpendiculaire au plan défini par l'axe de l'ovule et l'axe de la fleur. L'albumen forme un petit massif cellulaire ovoïde qui fait saillie au sommet du nucelle. Ses cellules (a) ont un noyau relativement gros, avec un gros nucléole. Embryon indifférencié (e) logé dans l'albumen. Sucoir avec gros noyau (n) à nucléole volumineux. Gr=270.

FIG. 3. — Colonne placentaire et ovules d'une fleur épanouie. Vaisseaux annelés ou réticulés atteignant le sommet de la colonne placentaire, dont la forme en spirale a été modifiée au cours du montage de la préparation. Gr=66.

FIG. 4. — Colonne placentaire et ovules. L'ovule placé à l'arrière est supposé entièrement caché. Le sac embryonnaire de l'ovule fertile a été représenté en pointillé. Il n'est en réalité pas apparent extérieurement. Gr=66.

FIG. 5. — Début du développement de l'albumen (a) et de l'embryon (e) à l'intérieur du nucelle. L'ovule est seulement légèrement déformé. Sous la pression, ses parois se déchirent et laissent apparaître son contenu, figuré en pointillé. Gr=66.

FIG. 6. — Albumen (a) et embryon (e) à un stade plus développé que dans la fig. 5. L'albumen forme une masse ovoïde appendue au nucelle. Embryon inapparent qui sort de l'albumen sous la pression de la lamelle. Gr=66. A droite, embryon (e) isolé. Gr=500.

FIG. 7. — *Santalum album*, d'après GUIGNARD (52, Pl. XIV, fig. 47 et 49). A gauche, 2 ovules. Le sac embryonnaire de l'un est figuré en pointillé. o=oosphère. Gr=16.

A droite, premiers stades du développement de l'albumen (alb) et de l'embryon (em). Gr=13.

FIG. 8. — *Osyris alba*, d'après GUIGNARD (52, Pl. XIV, fig. 42). Ovule stérile à gauche (nu). A droite, ovule fertile avec albumen (alb) et embryon (em) en voie de développement. Gr=33.

FIG. 9. — *Thesium divaricatum*, d'après GUIGNARD (52, Pl. XIV, fig. 20).

Début du développement de l'albumen (alb) dans un ovule fécondé.  
em=œuf. Gr=250.

## PLANCHE XII

FIG. 1. — Coupe longitudinale médiane schématicque du fruit, coiffé des sépales desséchés de la fleur. p=parenchyme chlorophyllien; s=scélérénchyme; a=albumen; e=embryon à radicule dirigée vers le style et à cotylédons vers la base du fruit. Gr=20.

FIG. 2. — Coupe transversale du sommet du fruit, passant juste par le sommet du sclérénchyme, un peu au-dessus du plan AB (fig. 1). Les parties saillantes du sclérénchyme ont seules été sectionnées et forment une étoile à 3 branches qui représente les lignes de déhiscence du fruit. Tout autour, parenchyme chlorophyllien, avec faisceaux libéro-ligneux sectionnés obliquement. f = fibres; l = liber; b = bois. Gr = 25.

FIG. 3. — Coupe transversale du fruit passant par la base des cotylédons. Parenchyme chlorophyllien (p) avec 10 faisceaux libéro-ligneux principaux et un nombre variable de faisceaux libéro-ligneux secondaires. c=colonne placentaire desséchée et comprimée entre l'albumen (a) et le sclérénchyme (s); e=embryon. Gr=20.

FIG. 4. — Fruit mûr. 10 nervures principales saillantes; 5 correspondent au dos des sépales et 5 à leur ligne de jonction. Ramifications secondaires formant un réseau irrégulier. Sommet du fruit avec les sépales desséchés repliés sur eux-mêmes. A la base, parenchyme sans chlorophylle qui correspond à la partie du fruit qui est engagée entre la feuille, la tige et les deux bractées qui précèdent la fleur. Ce parenchyme est ridé dans la graine sèche et gonflé dans la graine qui a absorbé de l'eau (fig. 1). Gr=40.

FIG. 5. — Sommet stylaire du fruit dont les sépales et le parenchyme chlorophyllien ont été enlevés jusqu'au sclérénchyme par frottement sur du papier émeri. Le sclérénchyme montre nettement les trois bandes saillantes qui représentent les lignes de suture des trois carpelles et forment trois zones de moindre résistance suivant lesquelles éclate le sclérénchyme au moment de la germination. Gr=7,5.

FIG. 6. — Coupe transversale des parois du fruit. Sclérénchyme (s) à bord interne lisse, à bord externe ondulé. Parenchyme chlorophyllien (p) avec faisceaux libéro-ligneux accolés au sclérénchyme. b=bois; l = liber. Gr=50.

## PLANCHE XIII

FIG. 1. — Coupe transversale de la paroi du fruit. e = épiderme; p=parenchyme chlorophyllien desséché; l=liber; b=bois; s=sclérénchyme; i=cellules du parenchyme interne digérées par l'albumen et écrasées entre l'albumen et le sclérénchyme. Gr=200.

FIG. 2. — Cellule du sclérenchyme. Cellule isodiamétrique à parois très épaisses creusées de fins canalicules. Gr=500.

FIG. 3. — Coupe transversale d'une feuille cotylédonaire au moment de la germination. Partie de la feuille qui reste entourée par l'albumen dont elle assure la digestion. e=épiderme sans stomates; p=parenchyme sans chlorophylle; xx représente l'axe médian de la section. La feuille renferme donc trois faisceaux libéro-ligneux avec bois et liber bien différenciés. Gr=200.

FIG. 4. — Coupe tangentielle du sclérenchyme suivant l'une de ses lignes de moindre résistance. Les cellules isodiamétriques du sclérenchyme sont remplacées par des cellules allongées suivant la ligne de suture des carpelles. Elles sont encore plus longues que ne le représente la figure, la coupe n'étant pas exactement parallèle à la surface du sclérenchyme. Canalicules représentés semi-schématiquement. Gr=375.

#### PLANCHE XIV

FIG. 1. — Germination dans le sol. La coque et l'albumen de la graine (au sens courant du mot) restent en place. L'axe hypocotylé s'allonge, recourbé en épingle à cheveux à son sommet. Les cotylédons s'allongent aussi, leur sommet restant seul engagé dans l'albumen. 5/3 de grandeur naturelle.

FIG. 2. — Germination dans du sable. Les parois de la graine s'écartent en trois valves, par suite du gonflement de l'albumen. La radicule se dégage. Elle est pourvue de poils absorbants très courts. Gr=5.

FIG. 3. — Germination sur coton, après section du sclérenchyme suivant le plan CD (Pl. XII, fig. 1). Les cotylédons sortent de l'albumen, dans lequel reste emprisonnée la radicule. De telles plantules ne sont pas viables. Gr=3.

FIG. 4. — Germination sur papier filtre, après section du sclérenchyme suivant le plan AB (Pl. XII, fig. 1). Cotylédons à extrémités incluses dans l'albumen. Radicule avec manchon de poils absorbants. Gr=2.

FIG. 5. — Graine à sommet sectionné. L'albumen gonflé fait saillie à l'extrémité, mais la coque n'a pas éclaté et l'embryon n'a pu se dégager. Gr=7.

FIG. 6. — Grains d'aleurone. Fixation à l'acide picrique, coloration à l'éosine. Masse fondamentale rose à enveloppe rouge. Globoïde incolore, très superficiel. Gr=1000.

FIG. 7. — Grains d'aleurone, dans l'huile de cèdre, sans coloration. Gr=1000.

FIG. 8. — Coupe tangentielle de la surface de l'albumen d'une graine germant dans la terre. Coloration au bleu coton dans l'acide lactique.

Filaments mycéliens suivant le contour des cellules de l'albumen.  
Gr=666.

FIG. 9. — Coupe tangentielle de la surface de l'albumen d'une graine ger-  
mant dans du terreau. Réseau de filaments mycéliens suivant le con-  
tour des cellules de l'albumen. Gr=275.

## PLANCHE XV

FIG. 1. — Coupe transversale d'une tige portant des graines. Dessin sché-  
matique. La structure détaillée de la même tige est représentée Pl. VII,  
fig. 1. p=parenchyme cortical; f=fibres péricycliques; l=liber; b=bois;  
m=moelle. Gr=20.

FIG. 2. — Suçoir sur racine de *Medicago ciliaris*. La coupe ne suit pas  
l'axe du pédoncule du suçoir; aussi la continuité entre le bois de la  
racine du *Thesium* et celui du pédoncule du suçoir n'apparaît pas.  
b=bois du suçoir relié directement au bois de l'hôte; r=repli préhen-  
seur; t=bande mécanique; n=noyau central; c=cylindre central;  
p=écorce. Gr=33.

FIG. 3. — Suçoirs. Gr=3 à 4.

- a — Naissance d'une radicelle. Pointe conique déchirant l'écorce.
- b — Ebauche de suçoir. Large dilatation de l'écorce.
- c — Suçoir plus développé, mais pas encore fixé sur une racine-hôte.
- d — Suçoir fixé sur une racine à poils absorbants nombreux.
- e — Suçoir fixé, à replis préhenseurs bien apparents.
- f — Suçoir détaché, avec cône de pénétration visible.
- g — Suçoir allongé, détaché de sa racine nourricière.
- h — Racine de *Thesium* avec trois suçoirs formés près du sommet. La  
racine porte quelques poils absorbants très courts.
- i — Suçoir allongé et recourbé en crochet.
- j — Ebauche de suçoir au sommet d'une racine.
- k — Suçoir développé au sommet d'une radicelle. Il a manifestement  
une origine latérale et le sommet de la radicelle est encore  
apparent.
- l — Suçoir sur suçoir. Celui de droite était lui-même fixé sur une ra-  
cine nourricière.

FIG. 4. — Section transversale d'une racine secondaire. Dessin schéma-  
tique. La structure détaillée de la même racine est représentée Pl.  
XVII, fig. 1. p=écorce; l=liber; b=bois. Le bois occupe tout le centre  
de la racine. Gr=66.

FIG. 5. — Coupe transversale d'un jeune suçoir, avant tout contact avec la  
racine nourricière. Hypertrophie de l'écorce (p) et du cylindre cen-  
tral (c). Vaisseaux du bois en formation dans l'axe du suçoir à partir  
du bois (b) de la racine. Gr=33.

PLANCHE XVI

- FIG. 1. — Suçoir sur racine de *Medicago ciliaris*. La racine du *Thesium* n'est pas représentée. Les vaisseaux du bois (b) du parasite sont directement reliés au bois de l'hôte. Pelotons de mycorhizes (my) dans la racine de *Medicago*. Gr=50.
- FIG. 2. — Suçoir sur rhizome de *Convolvulus arvensis*. Cône de pénétration appliqué sur le bois. Replis préhenseurs, l'un au contact du rhizome, l'autre au contact du cylindre central de ce dernier. Suçoir large et aplati, sans pédoncule apparent. Gr=25.
- FIG. 3. — Suçoir sur racine adventive de Blé tendre (*Triticum vulgare*). Double repli préhenseur, l'un autour de la racine et l'autre dans l'écorce. Cône de pénétration au contact du bois. Suçoir sans pédoncule apparent. Gr=25.
- FIG. 4. — Suçoir sur racine de *Cynodon dactylon*. Double repli préhenseur. Suçoir pédonculé. Gr=25.
- FIG. 5. — Suçoir sur le premier entrenœud d'une plantule de Blé tendre (*Triticum vulgare*), au-dessous du nœud de tallage. Double repli préhenseur. Le cône de pénétration atteint à peine le bois. La racine de *Thesium* est sectionnée transversalement. Gr=25.
- FIG. 6. — Coupe transversale d'un suçoir fixé sur racine de *Melilotus sulcata*. Bande mécanique circulaire. Deux lames de bois (b) symétriques par rapport au plan défini par l'axe du suçoir et l'axe de la racine nourricière. Gr=25.
- FIG. 7. — Coupe transversale d'un suçoir fixé sur racine adventive de Blé tendre. Double bande mécanique solidaire d'un double repli préhenseur. Deux lames de bois disposées de part et d'autre du même plan de symétrie que dans la fig. 6. Gr=25.
- Pour toutes les figures de la Pl. XVI :

b=bois; c=cylindre central; l=liber; n=noyau central; p=écorce;  
r=repli préhenseur; s=couche subéreuse; t=bande mécanique.

PLANCHE XVII

- FIG. 1. — Coupe transversale d'une racine, au voisinage d'un suçoir (voir schéma Pl. XV, fig. 4). Formations secondaires libéro-ligneuses. Cellules de l'endoderme (en) identiques à celles de l'écorce. Couche subéreuse mal différenciée. p=écorce; b=bois; l=liber. Gr=250.
- FIG. 2. — Cône de pénétration dans une racine adventive de Blé tendre (*Triticum vulgare*). Région dépourvue de vaisseaux du bois. Les cellules du cône de pénétration (cs) digèrent le bois de l'hôte (bh) sans laisser de traces. Gr=250.

FIG. 3. — Coupe transversale d'un suçoir fixé sur le premier entrenœud d'une tige de Blé (voir Pl. XVI, fig. 5). Arc vasculaire (b) dans un parenchyme homogène. in=cellules du noyau central; ex=cellules situées à l'extérieur du bois, région dépourvue de tubes criblés. Gr=250.

FIG. 4. — Coupe longitudinale du cône de pénétration d'un suçoir fixé sur un rhizome de *Convolvulus arvensis* (voir Pl. XVI, fig. 2). Vaisseaux annelés ou annelés-réticulés du parasite (bs) appliqués sur les vaisseaux du bois ou sur les cellules ligneuses de l'hôte (bh). cs=cellules du cône de pénétration; lh=liber de l'hôte. Gr=250.

#### PLANCHE XVIII

FIG. 1. — Ballon de 250 cc. pour la germination des graines dans du sable, en présence d'une espèce déterminée de champignon. Le sable est maintenu humide grâce à une mèche de lampe à alcool qui trempe dans l'eau. L'étranglement à la base du col est fermé par une bille de verre. Tubulure latérale servant à l'aération, 1/3 de grandeur naturelle.

FIG. 2. — Coupe transversale d'une tige de *Thesium humile* parasitée par *Sphaerella Thesii*. Tige conservée pendant l'été et l'automne à la surface du sol et observée pendant l'hiver. Dans un lacis dense de filaments mycéliens formant une sorte de stroma noir à la surface de la tige, périthèces à différents états de développement. Gr=100.

FIG. 3. — Asques et ascospores isolées de *Sphaerella Thesii*. Ascospores hyalines, bicellulaires, de  $13 \times 2,5-3 \mu$ . Gr=1125.

FIG. 4. — Périthèce isolée de *Sphaerella Thesii*. Asques sans paraphyses. Ascospores émises au milieu d'une matière gélatineuse. Dessin schématisque. Gr=500.

---





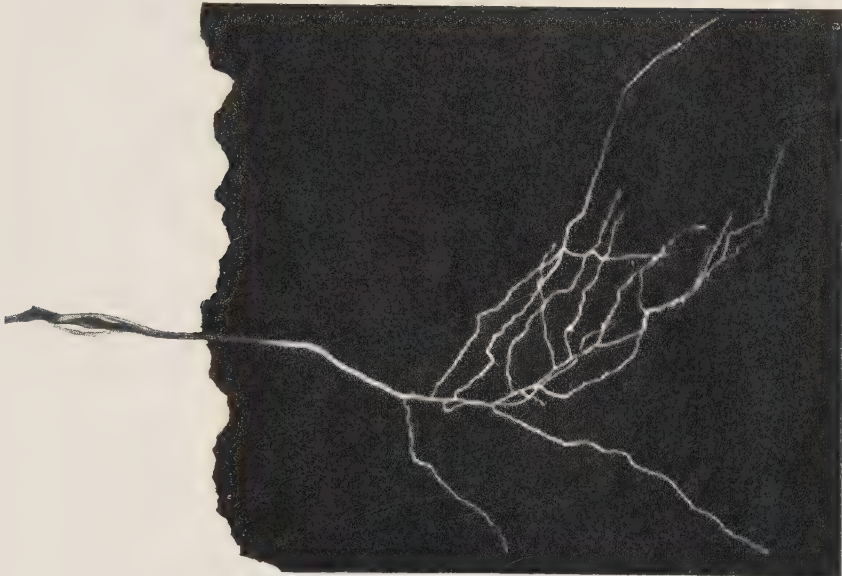


Fig. 3.

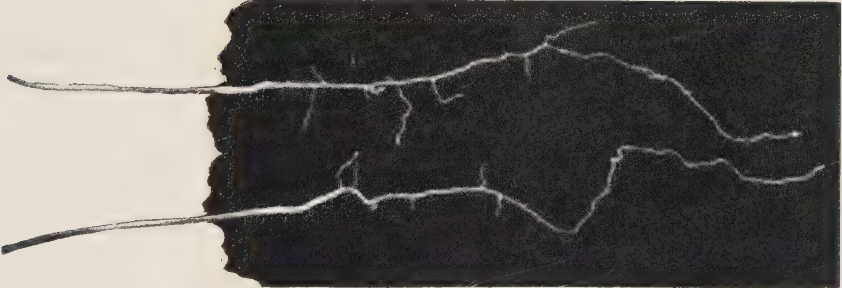


Fig. 2.

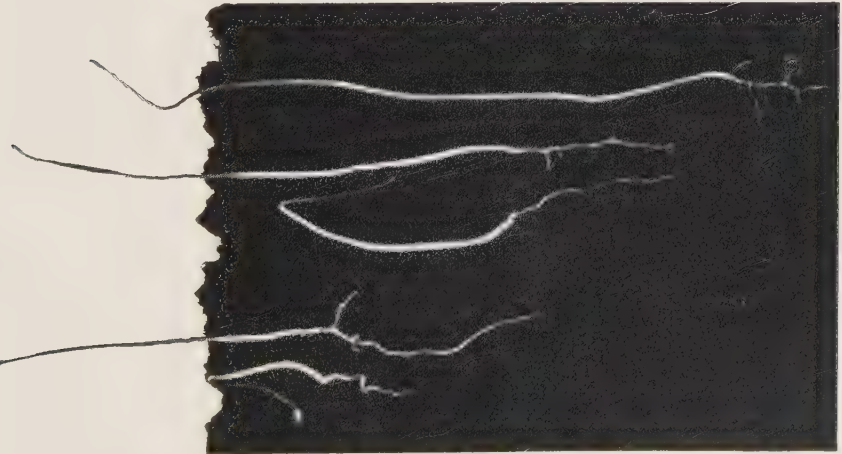


Fig. 1.



Fig. 1.



Fig. 2.

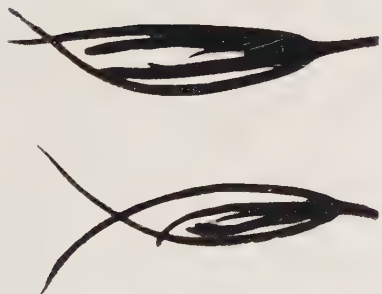


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5

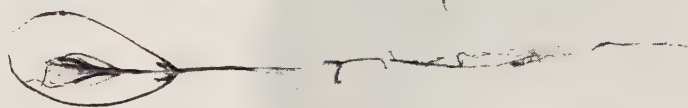


Fig. 6.







Fig. 2.

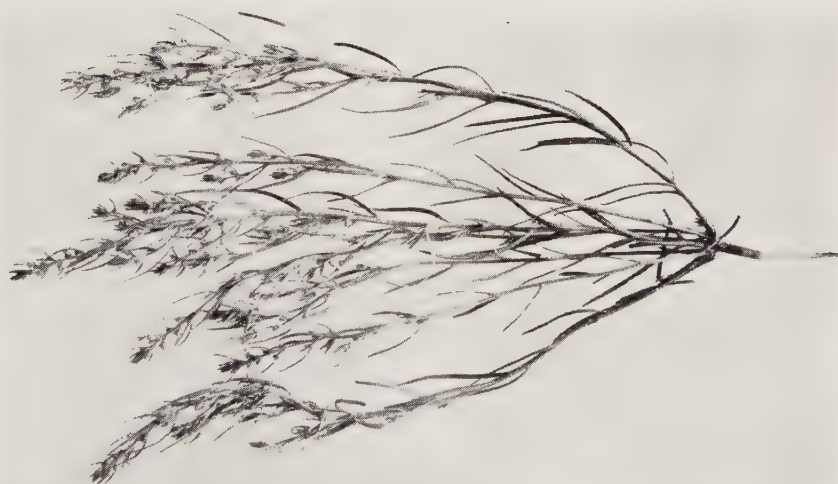


Fig. 1.



Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

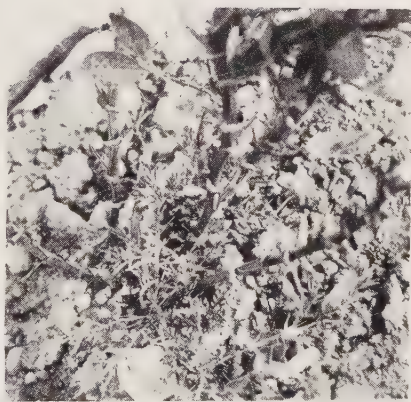


Fig. 4.



Fig. 1.

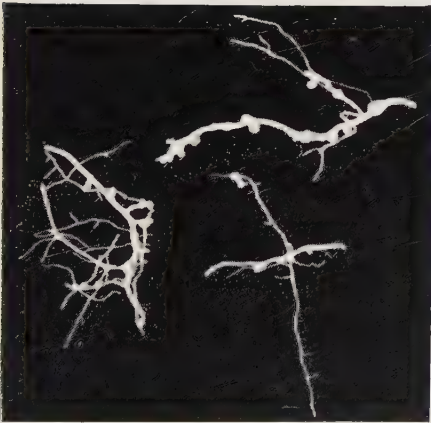


Fig. 2.



Fig. 3.





Fig. 2.



Fig. 1.



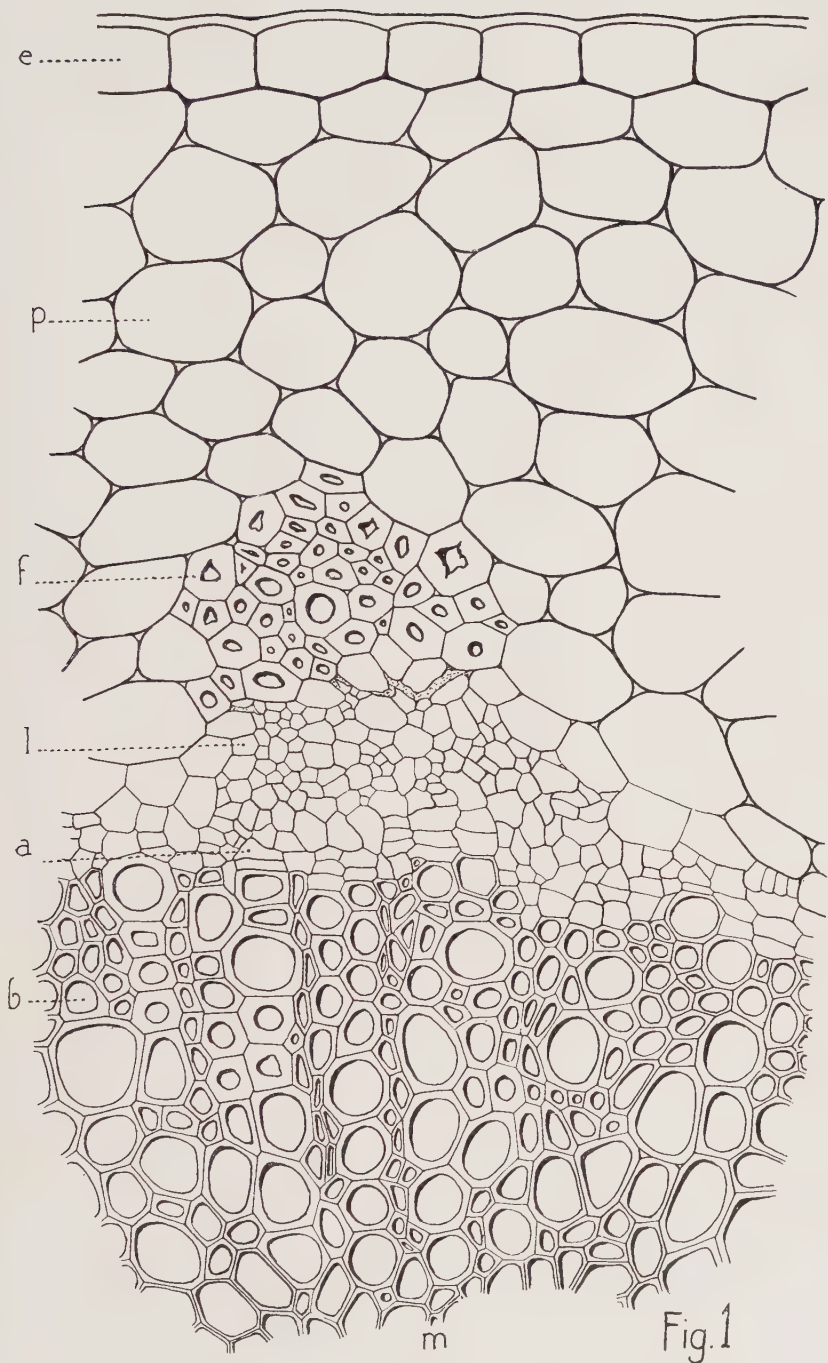
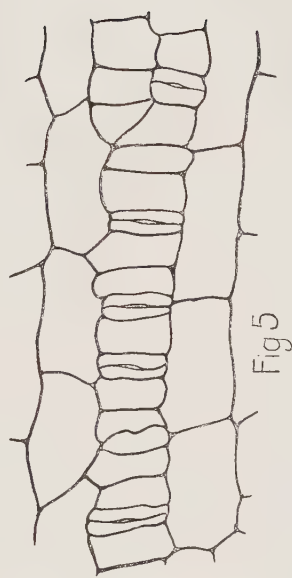
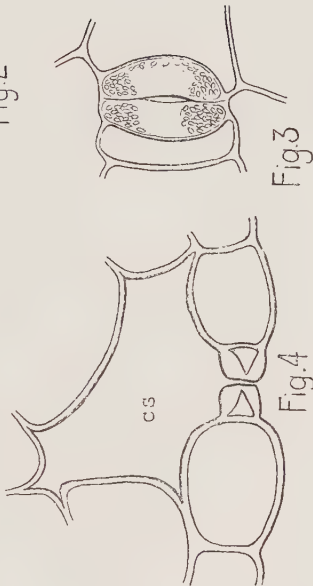
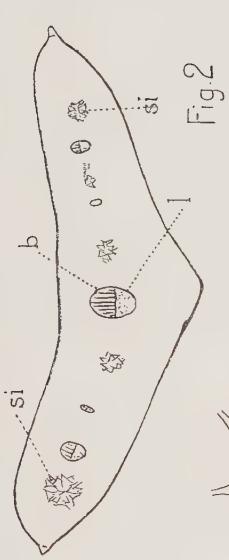
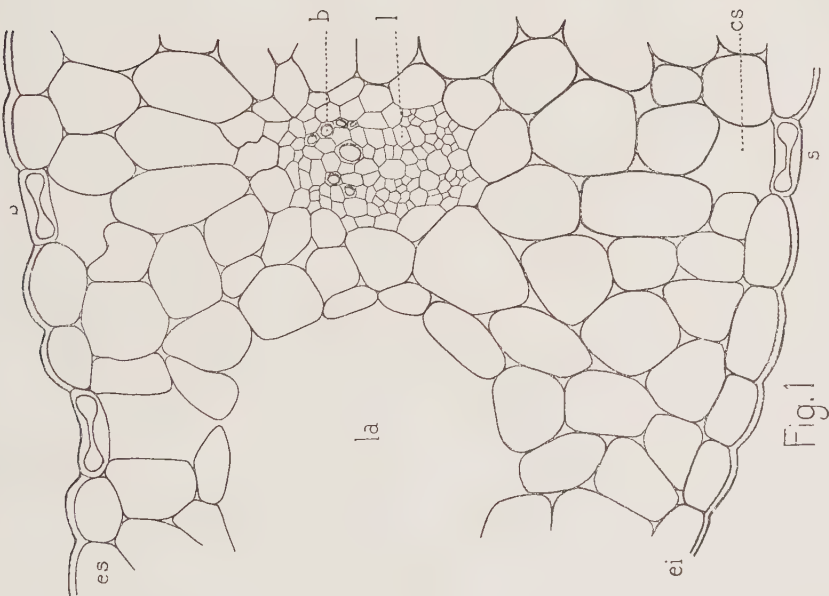
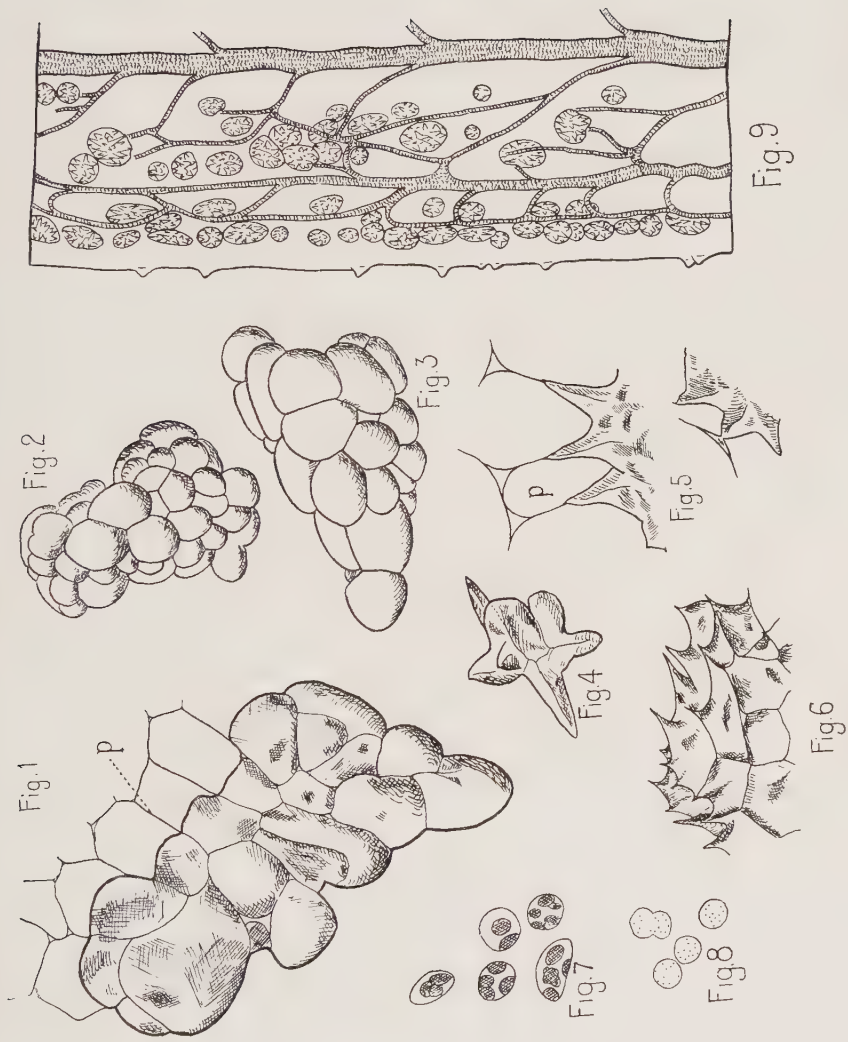


Fig. 1

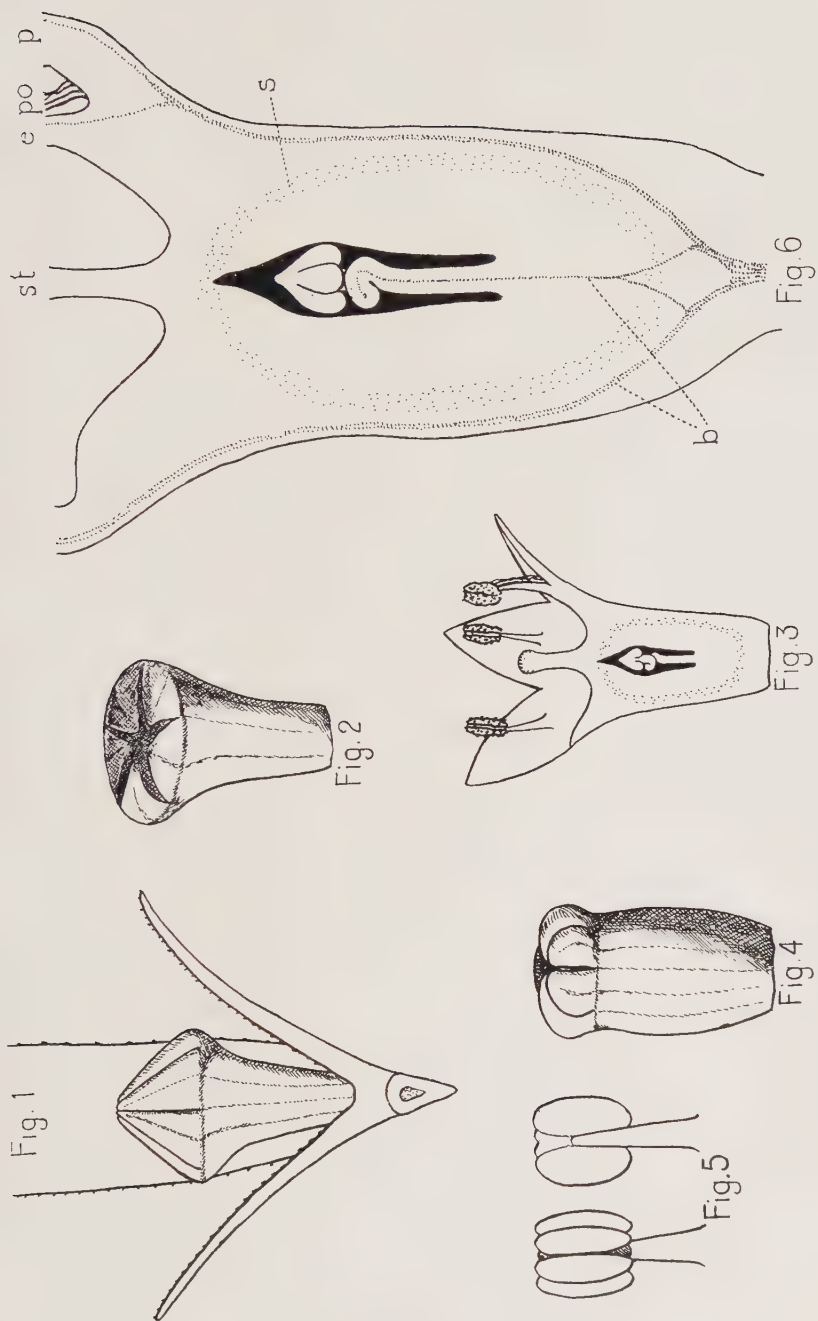




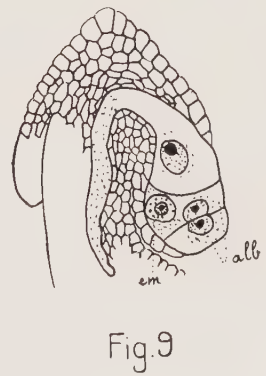
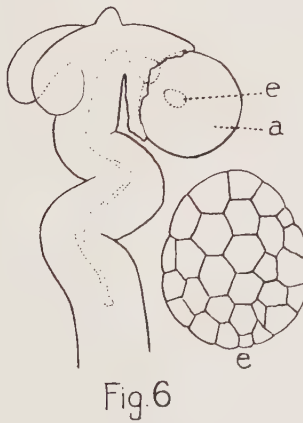
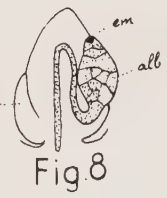
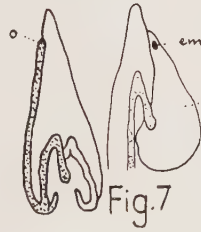
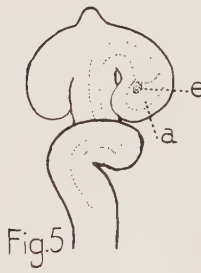
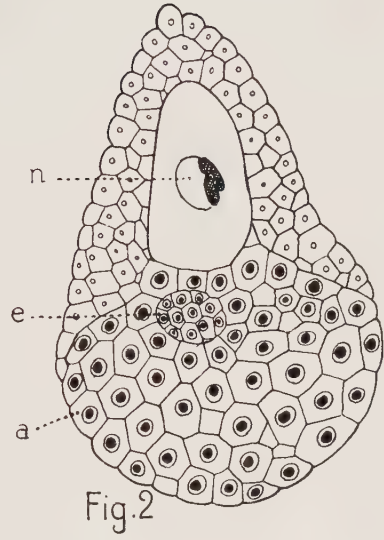
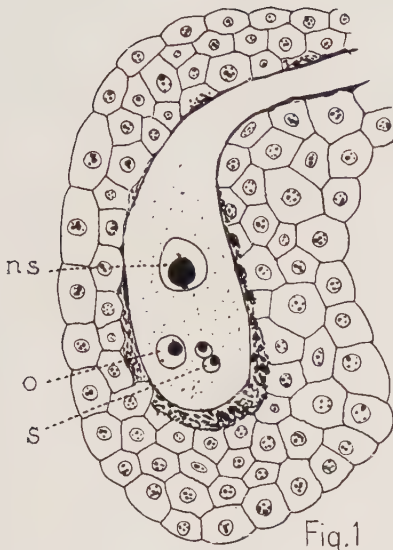




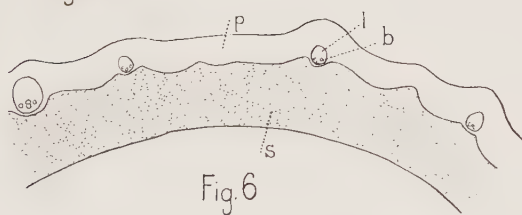
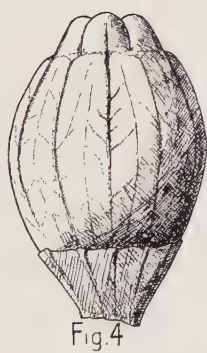
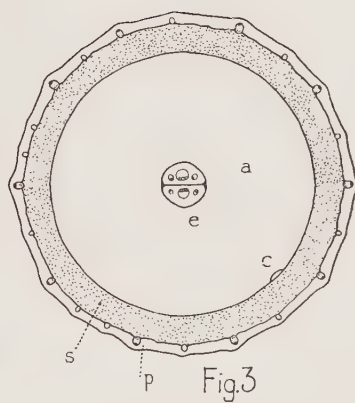
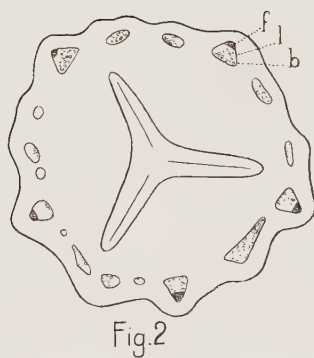
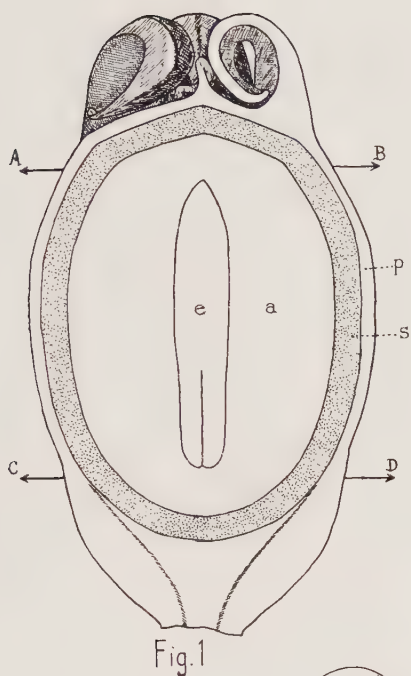




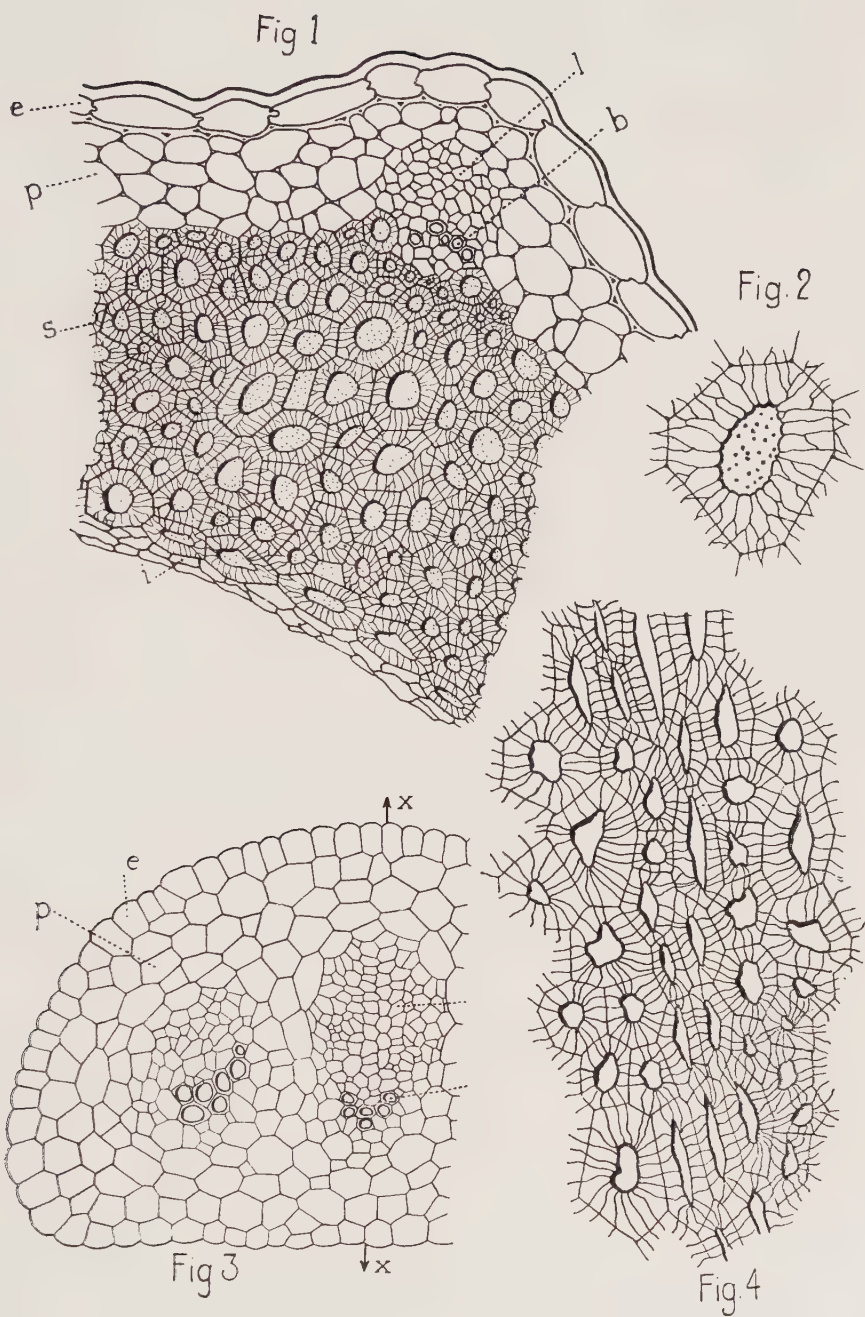




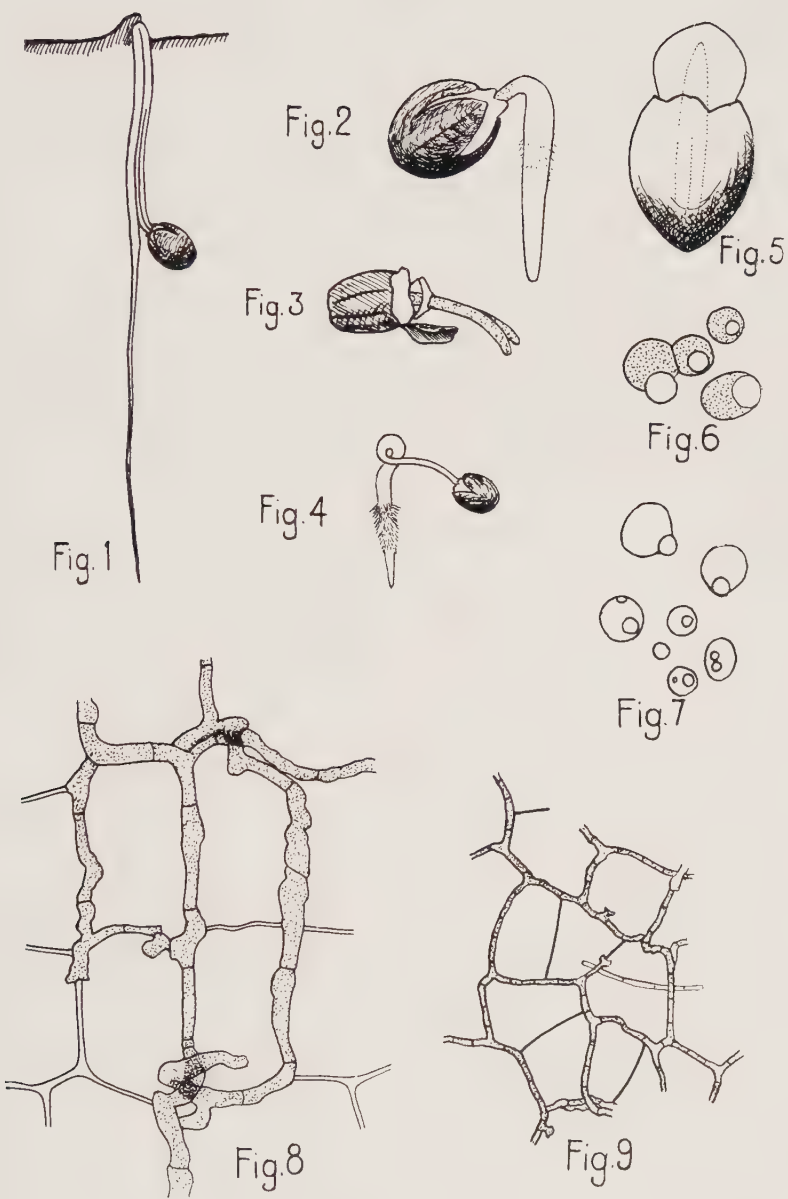




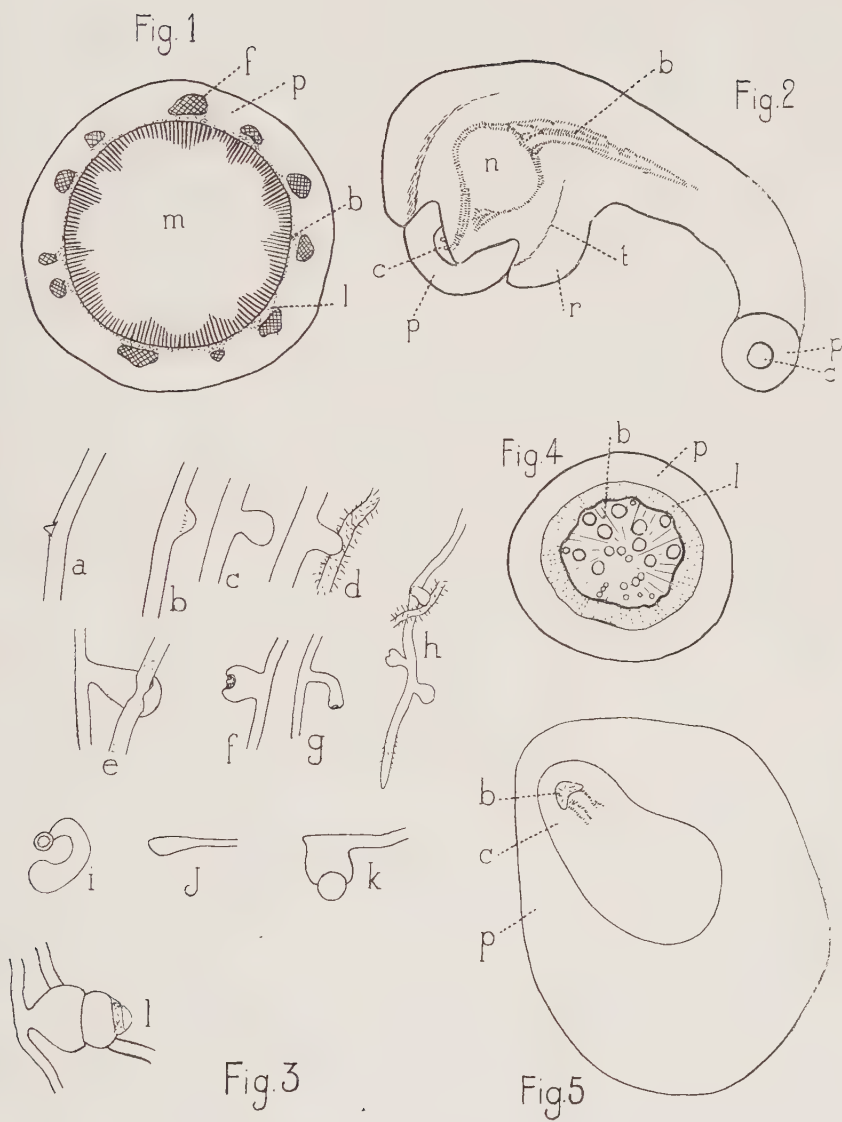




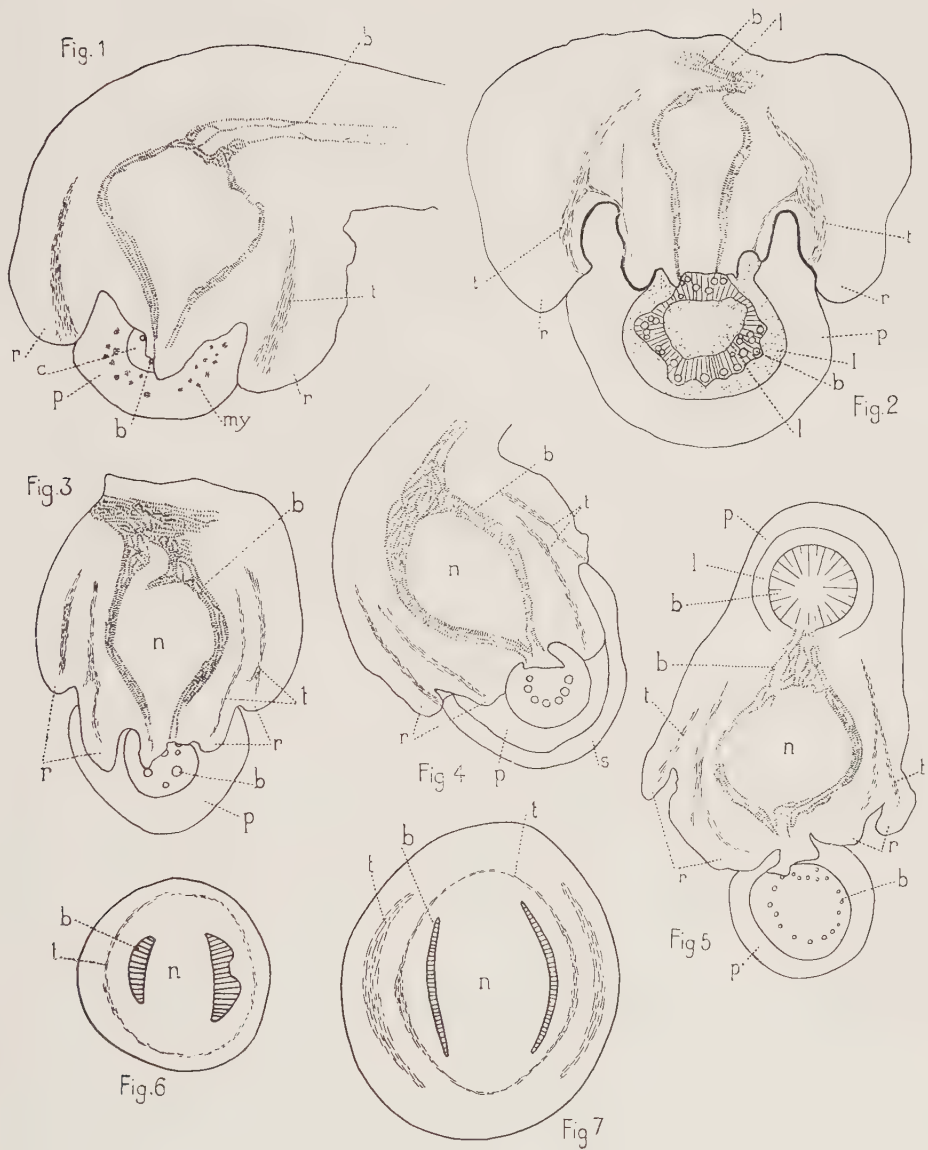














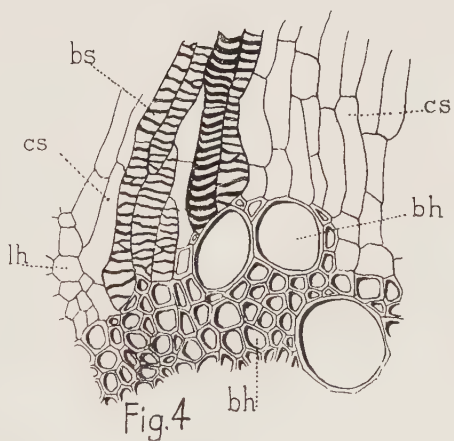
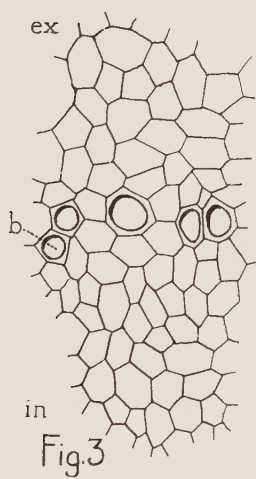
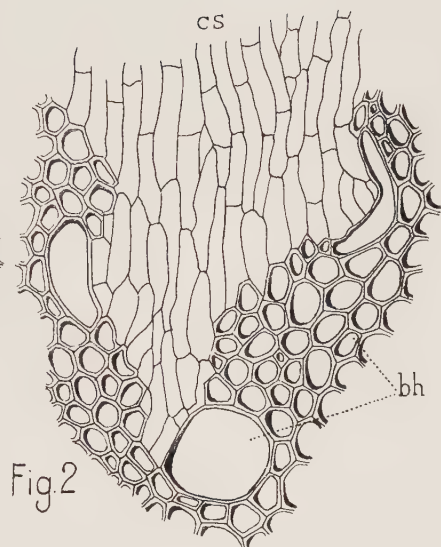
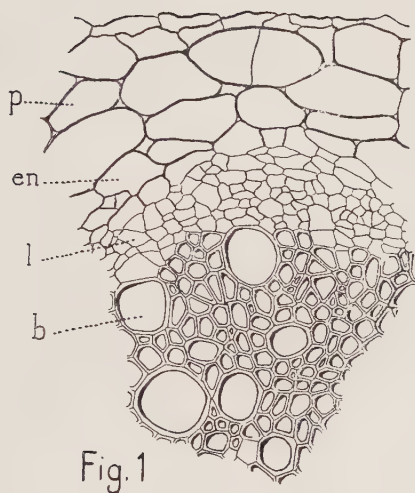




Fig. 1.

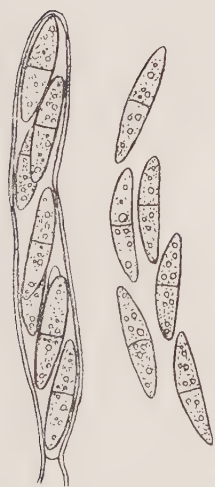
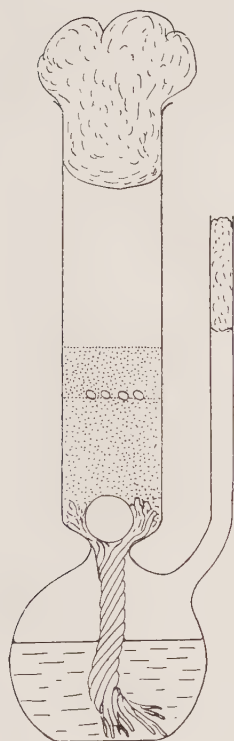


Fig. 3.

Fig. 2.

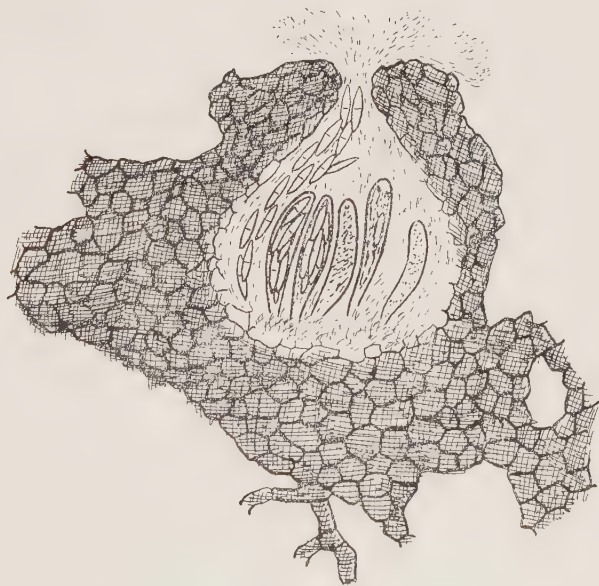
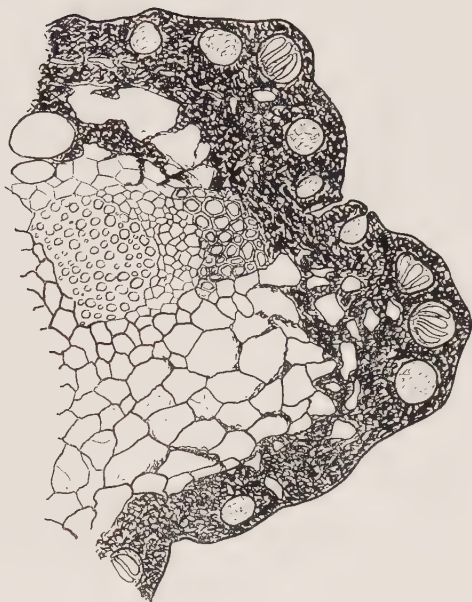


Fig. 4.



## DEUXIÈME THÈSE

---

Propositions données par la Faculté :

L'HÉTÉROTHALLISME CHEZ LES URÉDINÉES

---

Vu et approuvé :

*Paris, le 5 Juin 1935.*

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

VU

et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie  
de Paris,

S. CHARLÉTY.





